Über den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa (var. distans) und deren larvale Excretionsorgane

---

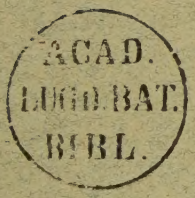
DISSERTATION

SUBMITTED TO THE BOARD OF UNIVERSITY STUDIES OF THE JOHNS HOPKINS UNIVERSITY IN CONFORMITY WITH THE REQUIREMENTS FOR THE DEGREE OF DOCTOR OF PHILOSOPHY

BY

OTTO CHARLES GLASER

1904



[Reprinted from the *Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie*, Band LXXX.]

Über den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa (var. distans) und deren larvale Excretionsorgane.

Von

O. C. Glaser
(Baltimore).

(From the Biol. Laborat. of the Johns Hopkins University Baltimore Md. U. S. A.)

Mit Tafel VI—IX und 5 Figuren im Text.

Einleitung.

Fasciolaria tulipa gehört wegen ihrer höchst ungewöhnlichen Entwicklungsgeschichte zu den interessantesten Prosobranchiern, die an der südlichen Küste Nordamerikas vorkommen.

Abgesehen von den außerordentlich graziösen Eierkapseln, die sofort die Aufmerksamkeit fesseln, befindet man sich, sobald man ihren Inhalt näher betrachtet, vor einer ganzen Anzahl Probleme, von denen einige im Anfang jedenfalls etwas mysteriöser Natur sind. *Fasciolaria* weist nämlich einen im höchsten Grade entwickelten Kannibalismus auf, der, wie zu erwarten, mit andern Modifikationen verbunden ist. Es ist die Aufgabe dieses Beitrages über diese Verhältnisse Näheres zu berichten.

Mein Material wurde während dreier Sommer in Beaufort, North Carolina, gesammelt. Dort wurden mir durch die generöse Teilnahme der United States Fish Commission alle die nötigen Mittel zur Verfügung gestellt. Ich möchte daher meinem Danke für dieses liberale Entgegenkommen öffentlichen Ausdruck geben. Hauptsächlich bin ich dem Direktor des Beaufort Laboratoriums, Herrn Dr. Caswell Grave, tief verbunden.

Das nähere Studium des Materials wurde im Biologischen Laboratorium der Johns Hopkins Universität, unter der Direktion meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. W. K. Brooks, ausgeführt. Ihm sowohl als seinen Assistenten, und meinen Freunden im Laboratorium, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Meinem Vater verdanke ich den chemischen Teil dieser Arbeit und teilweise die Bereitung des Manuskriptes.

Technik.

Von allen den Fixierungsmitteln, mit denen ich arbeitete, gab Kleinenbergs Pikrin-Schwefelsäure die besten Resultate, für Schnittserien sowohl als für ganze Präparate. Färbung wurde mit Boraxkarmin, Mayers Hämalaun, Kleinenbergs Hämatoxylin und Conklins Modifikation von Delafields Hämatoxylin vollzogen. Diese Färbmittel gaben annähernd gleich gute Resultate, doch für eingehendere Beobachtungen war Boraxkarmin am besten. Dünnschnitte wurden mit den genannten Färbmitteln behandelt, aber auch mit Heidenhains Eisenhämatoxylin. Gegen mein Erwarten gaben Boraxkarmin und Mayers Hämalaun einige meiner besten Präparate. Doppelfärbungen wurden mit Bleu de Lyon und Eosin gemacht.

Das Anfertigen von Dünnschnitten gab Schwierigkeiten, die zum Teil noch nicht überwunden sind. Wie bekannt, wird Dotter durch Dehydration außerordentlich spröde. Bei *Fasciolaria* wird ein einzelnes Ei durch gewöhnliche Behandlung dermaßen hart, daß es imstande ist, die Messerschneide, wo sie auch getroffen wird, sofort zu verderben. Meine besten Resultate wurden dadurch erzielt, daß ich die höheren Alkohole und Xylol ganz umging, wenn ich in Paraffin einbetten wollte. Dies wurde dadurch erzielt, daß ich sofort von 70, 75 oder 80% Alkohol zu Kreosot überging. In diesem Reagenz wurden die Larven klarer, aber, wie ich glaube, nicht gänzlich dehydriert. Vom Kreosot ging ich unmittelbar zu Paraffin über, in welchem, nach halbstündiger Immersion eingebettet wurde. Nach dieser Behandlung wurden die Larven fast nie spröde, und in manchen Fällen gelang es mir, Dünnschnittserien durch Massen von über 300 Eiern anzufertigen. Unter dem Mikroskop zeigte es sich, vor Auflösung des Paraffins, daß die Imprägnation eine unvollkommene war, jedoch genügend, um die Objekte an Stelle zu halten. Obgleich ich dieser Methode keine allgemeine Anwendbarkeit zuschreiben möchte, ergab sich doch, daß sie befriedigende Schnitte durch die Eier eines Fisches (*Batrachus tau*) lieferte. Änderungen der gewöhnlichen Färbungstechnik wurden durch den Gebrauch von Kreosot nicht nötig.

Eiablage.

Die Eiablage von *Fasciolaria* findet in Beaufort in den Monaten Mai und Juni statt. Mitte Mai werden Eier in allen Stadien der

Entwicklung gefunden, aber Ende Juni findet man nur die späteren Stadien und Mitte Juli sind die meisten Kapseln leer, obgleich man immer noch vereinzelte Kapselgruppen in sehr verschiedenen Stadien selbst im August noch finden kann. Die Eikapseln werden in Gruppen auf Austerschalen, entweder über der Flutlinie oder gerade unter der Ebbelinie abgelegt. In ihrem frischen Zustande sind sie auffallende, durchsichtige Objekte, die durch ihren Inhalt entweder rötlich oder weiß gefärbt sind. Anfangs weich, werden sie nach längerem Aufenthalt im Wasser sehr elastisch und verlieren nach und nach ihre Schönheit dadurch, daß braune oder grüne Algen und andre Gewächse sich an ihnen befestigen.

Die Größe dieser Gruppen ist verschieden, da die Anzahl der Kapseln sehr wechselt. Im großen und ganzen haben die Gruppen einen Längsdurchmesser von 2—7 cm, jedoch kommen auch vereinzelte Kapseln vor, die einen kurzen Durchmesser von 0,5 cm, einen langen von 1,5 und eine Höhe von 1,5—2 cm aufweisen.

Vollauf so gewöhnlich wie vereinzelte Kapseln, kommen Gruppen von 30—35 vor; jedoch die Mehrzahl weist ungefähr 20 Kapseln auf. Diese Zahl, die zum Teil davon abhängt, ob, oder wie oft, das Weibchen während der Eiablage gestört wurde, wird auch durch die Größe und das Alter des Weibchens beeinflußt. Die älteren und größeren Weibchen deponieren nicht nur die größten Gruppen, sondern auch die größten Kapseln.

Die Eier, die anfangs ganz unregelmäßig im eiweißartigen Inhalte der Kapseln suspendiert sind, sind weiß, rötlich oder bräunlich gefärbte Sphären von 0,17—0,25 mm Durchmesser, mit einem klaren, animalen Pole, in dem sich ein großes, excentrisch gelegenes Keimbläschen befindet. Die Zahl dieser Eier ist ganz erstaunlich groß. Durch wirkliches Zählen des Inhalts einer Kapsel gelangte ich zu der Zahl 2308. Die höchste Abschätzung, der ich mich aus der Literatur erinnere, ist von 600—800. Wer Erfahrung mit den Täuschungen, die eine Anzahl Eier in einem Uhrgläschen hervorrufen kann, gemacht hat, kann kein Vertrauen mehr zu Abschätzungen haben.

Von diesen Eiern ist aber nur eine ganz kleine Anzahl befruchtet. Beinahe alle bleiben länger im Stadium liegen, in dem sie abgelegt wurden, sogar das Keimbläschen bleibt während 4—5 Tagen ganz unverändert. Mittlerweile hat sich die kleine Anzahl befruchteter Eier zu Larven entwickelt, die jetzt durch heftige Cilienbewegungen sich selbst, sowohl als die in dem Kapselschleim

verteilten unbefruchteten Eier zu einem dichten Haufen in der Mitte zusammentreiben. Dort werden die Eier dann von den Embryonen in ganz unglaublicher Quantität verzehrt. Eine mittelmäßig große Larve, die ich öffnete, und deren Inhalt ich zählte, enthielt über 300 Eier; viele enthalten zweifellos mehr.

Wegen der Undurchsichtigkeit aller Eier und der Seltenheit der befruchteten, ist es mir nicht möglich gewesen, die letzteren direkt zu zählen. Ich konnte mir aber eine Idee durch die Anzahl der Larven, die durchschnittlich in den Kapseln vorkommen, machen. Die Anzahl der befruchteten Eier kann nicht kleiner sein als die Anzahl der Larven der Kapseln. Es sind vielmehr Gründe, wie das Vorkommen von Zwerglarven, die leicht übersehen werden, und die vielen Unfälle, die in den früheren Stadien häufig vorkommen, auf die ich später noch zurückkommen werde, zur Annahme vorhanden, daß die erstere Zahl größer ist, als die zweite. Ich konnte daher nur einen annähernden Schluß ziehen, der auf 145 Kapseln basiert ist, in denen durchschnittlich 6,2 Larven vorkamen. Die Extreme waren 15 und 2, zwischen denen die andern Zahlen vorkamen.

Die Entwicklungsstadien, die in einer Kapsel vorkommen, sind so verschieden, wie die Anzahl der Larven; z. B. findet man Zweizellstadien und ältere Larven durcheinander. Manche Kapseln zeigen schon direkt nach der Ablage zweizellige Stadien, während andre diese nur nach mehreren Stunden aufweisen. Es ist daher nicht leicht zu bestimmen, wie schnell sich ein Ei entwickelt, besonders weil die Eier, wenn sie aus den Kapseln entfernt werden, sich nicht normal weiter teilen. Ich machte meine Beobachtungen daher meistens, indem ich die Zeit der Ablage genau feststellte, nach kürzerer oder längerer Zeit die Kapseln öffnete, und mit dem Mikroskop die Stadien heraussuchte. Man kann im embryonalen Leben der jungen *Fasciolaria* folgende Stadien unterscheiden: 1) Die Pre-Kannibalperiode, 2) die Kannibalperiode, 3) die Veligerperiode, 4) die Periode der jungen Ausgewachsenen. Folgende Tabelle gibt das Resultat aller meiner Beobachtungen über die Dauer der Entwicklungsperiode.

Pre-Kannibalperiode	Kannibalperiode	Veligerperiode	Periode der jungen Ausgewachsenen
Bis zum 3. oder 4. Tage nach der Ablage.	Vom 4. bis zum 7. Tage nach der Ablage.	Vom 7. bis zum 20. Tage nach der Ablage.	Vom 20. bis zum 40. Tage nach der Ablage.

Pre-Kannibalperiode.

Die Schwierigkeiten, die sich dem Studium der früheren Stadien des *Fasciolaria*-Embryos entgegensetzten, sind der Art, daß es mir, sowenig wie andern, gelang, eine genügende Zahl Präparate anzufertigen, um genauer in den Furchungsprozeß eingehen zu können. Ich will aber anführen, daß, soweit wie ich beurteilen kann, nichts in den ersteren Stadien vorkommt, was nicht schon an viel günstigerem Material beschrieben worden ist.

Am Schlusse des Furchungsprozesses, nachdem der Blastoporus sich geschlossen hat, entsteht eine Larve, die in Fig. 1 wiedergegeben ist. Central gelegen ist eine Masse Dotter, die, wie spätere Stadien genau zeigen, den Rest der vier Makromeren repräsentiert. Um diese Dottermasse herum ist eine außerordentlich dünne Membran, die nur an dem vorderen Ende, wo sie etwas von dem Dotter absteht, genauer sichtbar ist.

Dort kann man Näheres von ihrer Struktur sehen. Zellwände sind zu dieser Zeit nicht sichtbar, obgleich sie in früheren Stadien klar erscheinen. Die Kerne des Ectoderm sind sehr granulär, und jeder ist von einer Anzahl Vacuolen, die nach außen zu immer kleiner werden und zuletzt verschwinden, umgeben. Außerhalb der kleinsten Vacuolen sind hier und da Körnchen, die die Zellen wenig bestimmt begrenzen.

Die weitere Entwicklung dieser Larve ist hauptsächlich durch die Vergrößerung des Hinterteiles der Ectodermal-Eihülle charakterisiert. Das Resultat ist die außergewöhnliche Form, die in Fig. 2 wiedergegeben ist. In diesem Stadium ist die Larve nur weniger komplex als im früheren.

Nach vorn projektiert sich vom Dotter eine dünne mit Vacuolen versehene Ectodermkappe. Am hinteren Ende hat sich die größte Veränderung vollzogen. Hier ist die dünne Ectodermalhülle, die mit der vorderen Kappe (*Kpf.bl*) in Verbindung steht, dermaßen gewachsen, daß sie sich jetzt nicht, wie früher, so glatt an den Dotter anlegt, daß sie überhaupt nur sehr schwer zu sehen ist, sondern sie erscheint viel zu groß für den Dotter (*hin.Bl*). Die Zellen dieser hinteren Kappe enthalten, im Gegensatz zu denen der vorderen, nicht so viele Vacuolen; auch ihre Zellwände sind sichtbar.

Auf Schnitten erweist es sich, daß wir es hier mit einem dünnen Säckchen zu tun haben, welches wahrscheinlich mit einer klaren, durchsichtigen Flüssigkeit gefüllt ist. Die Wände dieses Säckchens sind dünn, wie die der vorderen Blase (Fig. 4 *hin.Bl.—Kpf.bl*), scheinen

aber weniger steif zu sein. Hierauf ist wahrscheinlich die höchst unregelmäßige Form, die nie in zwei Individuen desselben Alters gleich ist, zurückzuführen. Solche Formen finden ihresgleichen, so viel ich weiß, nur in den Beschreibungen von KOREN und DANIELSSEN (57). Ich selbst war längere Zeit der Ansicht, sie seien Abnormitäten, jedoch wurde ich durch ihr regelmäßiges Vorkommen in allen Kapseln des richtigen Alters, gezwungen, sie als ein typisches, normales Stadium anzusehen.

Die gefaltete irreguläre Oberfläche der Larve hat, selbst in einem früheren Stadium, als das in Fig. 2, eine konstant vorkommende Unregelmäßigkeit vor dem Mittelpunkte des langen Durchmessers. Diese Unregelmäßigkeit ist eine zylindrische Geschwulst, die senkrecht zur langen Achse steht (Fig. 2 *Cyl*). Von der Seite gesehen, erscheint dieser Zylinder wie ein hohler Zellring, aber durch vorsichtiges Einstellen des Mikroskops kann man die dünne Membran finden, die das obere und untere Ende schließt.

Ein Querschnitt durch eine Larve in diesem Alter ist in Fig. 3 wiedergegeben. In der Mitte zeigt sich der Dotter, anscheinbar in einer Masse, die durch ein dünnes Häutchen (*Ht*) — wahrscheinlich direkt vom Ei abstammend — umgeben ist. Dotterkügelchen von verschiedenen Größen liegen unregelmäßig verteilt im eingeschlossenen Raume, der peripherisch direkt unter dem Häutchen einen gekörnten Ring aufweist (*gr.Rg*).

Außerhalb des Häutchens ist eine entodermale Membran, die in diesem Falle aus drei äußerst gestreckten spindelförmigen Zellen besteht (*End*).

Gerade außerhalb des Entoderm ist das Mesoderm (*Mes*). Zu dieser Zeit fehlen dem Mesoderm definitive Zellwände, die Kerne aber sind deutlich charakterisiert in einem Substratum, welches sich nur wenig färbt. Rechts und links der Mittellinie sieht man Kerne, die in dem einen Falle in der Teilung begriffen sind, im andern sich schon geteilt haben. Dieser Teilungsprozeß scheint amitotisch zu sein, ich habe aber nicht genau feststellen können, was aus den Kernen wird.

Das Ectoderm, welches das einzige der Keimblätter ist, das jetzt schon den Dotter ganz umgibt, hat drei charakteristische Regionen. Unten sind die Zellen gleich dem Entoderm lang und spindelförmig; seitlich, im oberen Teile, den rechten und linken Enden des Zylinders entsprechend, sind zwei Gruppen von runden Zellen mit großen Kernen (*Ex.K*), welche die Anlagen für die bei *Fasciolaria* höchst wichtigen Organe der Larven — die Excretionskörper sind.

Die oberen Zellen dieser Außennieren haben Fortsätze, die mit gewöhnlichen spindelförmigen Zellen verbunden sind, welche die Oberfläche des Zylinders vervollkommnen.

Der Zylinder und ein Teil seiner Zellen spielen in der weiteren Entwicklung eine äußerst wichtige Rolle.

Fig. 5 zeigt einen Horizontalschnitt durch einen etwas älteren Zylinder. Der Hohlraum, der von den Wänden eingeschlossen ist, ist die Höhle des Zylinders. Die Vorderwand hat viereckige oder ovale Zellen. Seitlich sind die zwei Gruppen (*Ex.K*), die ein etwas fortgeschrittenes Stadium darstellen, in dem schon einige der sich später noch viel verstärkenden Vorgänge zeigen. Die Hinterwand des Zylinders besteht aus bewimpertem Ectoderm, dem Zellenwände fehlen. Anstatt dessen findet man hier ein Syncytium (*Syn*), in dem Kerne und Vacuolen unregelmäßig vorkommen.

Die Abwesenheit der Zellwände — das Vorkommen der Vacuolen, sind Zeichen der Degeneration. Daß diese Vorstellung die richtige ist, glaube ich deshalb, weil an diesem Orte der Mund durchbricht. Zu dieser Zeit also sind die definitiven Achsen der jungen *Fasciolaria* schon bestimmt.

Die Periode des Kannibalismus.

Nachdem die Mundöffnung entstanden ist, fängt sofort die Periode des Kannibalismus an. Die unbefruchteten Eier, die bis zu dieser Zeit unregelmäßig in dem eiweißartigen Inhalte der Kapseln verbreitet waren, werden jetzt durch eine aktive Wimperbewegung, die zu seiten der Mundöffnung der Embryonen stattfindet, zu einer kompakten Masse in der Mitte der Kapseln zusammengetrieben.

Einige Stunden nach dieser Konzentration der Eier kann man in dieser Masse kleinere, dichtere Gruppen wahrnehmen, und nach 2—4 Tagen sind alle Eier in von 2 bis 15 solcher Pakete enthalten. Diese Pakete, welche einen Durchmesser von 1,48 mm haben, sind die Kannibalen, welche sich ganz unglaublich gemästet haben.

Eine Serie solcher Masttiere habe ich in Fig. 6, 7, 8, 9, 10, 12 wiederzugeben versucht. In Fig. 6 ist eine Larve, auf ihrer linken Seite liegend, kurze Zeit nach Durchbruch des Mundes, abgebildet. Larven zu dieser Zeit sind bedeutend größer, als die schon beschriebenen, wahrscheinlich durch Aufnahme von Eiweißsubstanz, in welcher sie suspendiert sind. Rechts und links vom Munde sind die Excretkörper (*Ex.K*). Die vier Dotterkugeln, die nahe dem

mittleren Teile des Rückens erscheinen, sind die Überbleibsel der vier Makromeren, die in den früheren Stadien so sehr zusammengedrückt waren, daß man sie nicht als separate Zellen erkennen konnte. Später lösen sie sich auf und werden als Nahrungsmaterial aufgebraucht.

In Fig. 7 zeigt sich in einer Larve desselben Alters, wie die in Fig. 6 wiedergegebene, der Anfang des Kannibalismus. Diese Larve hat zwei Eier verschluckt. Die vier Makromeren (*Mak*) sind von ihrer primären Stellung etwas verschoben, da nur zwei von ihnen unter dem rechten Excretkörper sichtbar sind. Diese Larve ist augenscheinlich von der erstbeschriebenen sehr verschieden, doch sind ihre Unterschiede weder auf Struktur noch Alter zurückzuführen, sondern erklären sich dadurch, daß, wie in den früheren, so auch in den jetzigen Stadien von *Fasciolaria*, überhaupt keine zwei Larven sich gleich sind.

Eine Larve, die vier Eier verschluckt hat, und die ein fünftes bewältigt, ist in Fig. 8 wiedergegeben. Mit Fig. 7 verglichen ist diese Larve von rechts gesehen. Sie unterscheidet sich von den bisher beschriebenen hauptsächlich durch das Verhalten ihres Kopfbläschens und der Excretkörper. Diese Eigentümlichkeiten sind auf das Alter der Larve zurückzuführen — denn obgleich sie schon mehr Eier verschluckt hat als die andern, ist sie dennoch in Wirklichkeit jünger. Das öftere Vorkommen von Fällen dieser Art führte anfangs zu Verwirrung. Ich lernte jedoch bald, daß die Anzahl Eier, die eine Larve verschluckt hat, überhaupt keine Vorstellung über ihr Alter geben kann, denn manche, die ich später besprechen werde, verschlucken gar keine. Darum ist in dieser Serie die Ordnung nicht auf Alter, sondern auf die Anzahl der verschluckten Eier basiert.

Fig. 9 zeigt die ventrale Seite einer Larve, die 14 Eier verschluckt hat. Dieser Embryo fängt schon an, die Regelmäßigkeit, die den späteren Stadien charakteristisch ist, zu zeigen. Ich glaube, daß diese auf mechanischen Kräften beruht — denn mit der Zunahme der verschluckten Eier wird die Larve von innen heraus geglättet und wird schließlich, wie zu erwarten, sphärisch (Fig. 10).

Dieses Bild (Fig. 10) ist für das Stadium der vollgestopften Kannibalen charakteristisch. Von der dünnen, durchsichtigen Körperwand ist beinahe nichts zu sehen, nur vorn kann man das etwas unregelmäßig gefaltete Kopfbläschen (*Kpf.bl*) wahrnehmen.

Ein Dünnschnitt durch eine solche Larve (Fig. 11) zeigt zwei

Membranen — Ectoderm und Entoderm (*Ect, End*). Sie bestehen zu dieser Zeit aus spindelförmigen Zellen, deren langausgedehnte Fortsätze miteinander in Verbindung stehen. In Schnitten durch andre Ebenen geführt, zeigt sich auch das Mesoderm, welches den ganzen Embryo noch nicht umwachsen hat. Da der Schnitt vor und durch einen Embryo geführt ist, der etwas älter war, als der in Fig. 10, so zeigen sich auch einige Veränderungen, die in den ingestierten Eiern vorgehen. Manche dieser Eier haben schon ihre Membranen verloren, und die Dotterkörnchen liegen lose im Darm. In andern, bei denen die Häutchen noch ganz sind, fangen die Keimbläschen, die eine Woche oder länger nach Ablage der Eier anscheinend unverändert bleiben, an sich in Stückchen zu teilen, deren jedes eine Miniatur des primären Keimbläschens ist, d. h. ein jedes hat einen großen Chromatinnucleolus, der von klarem Nucleoplasma umgeben ist. Diese Teilungen sind zweifellos mit der Senescenz der Eier verbunden.

Die Ventralseite eines älteren aus Schnittpräparaten wieder zusammengesetzten Kannibalen ist in Fig. 12 wiedergegeben. Kopfbläschen, Außennieren, Mund und Fuß sind einem Individuum entnommen, der übrige Körper einem andern. Das Kopfbläschen ist größer als wie gewöhnlich, doch ist es in andrer Hinsicht ganz normal. Das Bild zeigt genau die an einem einzelnen Exemplar überhaupt nicht wahrzunehmenden Verhältnisse der äußern Organe. Direkt unter dem Kopfbläschen befindet sich die Mundöffnung, der rechts und links die Excretkörper anliegen. Unter der Oralöffnung ist eine runde Ectodermalscheibe, die rechts und links zwei viertelmondförmige Verdickungen aufweist. Diese Scheibe ist die Anlage des Fußes (*Fs*), die scheinbar, wie schon von andern Autoren angegeben, auch bei *Fasciolaria* eine doppelte ist. Zwischen den Excretkörpern, dem Kopfbläschen, dem Munde und der Fußanlage ist das Velarfeld, aus dem sich später das Velum entwickeln wird.

Welches sind die regulativen Faktoren im Kannibalismus der Larven? Hat die Larve Eigenwillen oder ist sie Automat? Wie schon angeführt, findet man Eier in allen möglichen Stadien der Teilung in derselben Kapsel. Ebenso findet man in älteren Kapseln Larven von sehr verschiedenen Altersgraden. Von diesen werden die ältesten, d. h. die, die am frühesten bereit sind, die unbefruchteten Eier zu vertilgen, die meisten bekommen, während den sich minder schnell entwickelnden nur die Überbleibsel zufallen. Sehr spät zum richtigen Stadium gelangte bekommen oft gar keine,

entwickeln sich jedoch eine Zeitlang in scheinbar normaler Weise als Zwerge weiter. Die meisten dieser Zwerge gehen zugrunde, jedoch werden sie öfters als verkümmerte Tiere aus den Kapseln entlassen.

Von den sich mit gleicher Geschwindigkeit entwickelnden Larven haben die mit den größten Oralöffnungen und der stärksten Wimperbewegung im Adoralfelde den Vorzug. Es folgt daraus, daß im großen und ganzen diejenigen, die am frühesten zur Mahlzeit kommen und am schnellsten und am leichtesten schlucken können, die meisten Eier in sich aufnehmen.

Zahlreiche Experimente wurden gemacht, um das Resultat einer künstlichen Vermehrung der verschluckten Eier festzustellen. Eines dieser Experimente hatte ein erstaunliches Ende.

Es ist mir nicht möglich gewesen, die Larven außerhalb der Kapseln auf längere Zeit normal weiter zu ziehen. Das Problem, die Nahrung einer gewissen Larve künstlich zu vergrößern, hatte daher seine Schwierigkeit, speziell, da es mir auch nicht gelang, eine einmal geöffnete Kapsel wieder auf befriedigende Weise zu schließen. Endlich kam mir der Gedanke, einige Larven in den Kapseln zu zerquetschen, und die von ihnen verschluckten Eier den unverletzten Larven zu offerieren. Dieses gelang mir denn auch, und mit Leichtigkeit, da eine kleine Verletzung einer Larve die Eier herausrollen ließ, wie Korn aus dem Loche eines Sackes. Auf diese Art und Weise wurden in manchen Kapseln Tausende von Eiern freigemacht. In meinen Experimenten wurden nach und nach alle bis auf zwei oder drei Larven verletzt, und ihr unverdauter Inhalt den Unverletzten überlassen. Diese, obgleich schon bis zum Platzen voll, machten sich in jedem Falle an die unerwartete zweite Mahlzeit und hatten in 3—4 Tagen das Doppelte ihrer normalen Quantität Eier verschluckt. Eines dieser Experimente wurde so weit geführt, daß schließlich nur noch ein einziger Embryo in der Kapsel übrig blieb. Diese Larve fuhr ruhig fort, die Eier, von denen jedes wenigstens schon einmal, und die meisten zwei- und dreimal verschluckt worden waren, zu vertilgen, aber die Elastizität der Körperwand hatte ihre Grenzen, und das Tier platzte schließlich durch Überfütterung. Überfütterung, wie sie hier stattfand, kommt auch in der Natur vor. Man kann sich leicht denken, daß die natürlichen Zerrungen und Störungen, denen die Kapseln im Wasser ausgesetzt sind, viele von den äußerst zarten Larven verletzen, und daß die auf diese Weise freigelegten Eier den andern zugute kommen. Daß

dies auch wirklich der Fall ist, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß in den Kapseln, in welchen nur zwei oder drei Larven vorhanden sind, die Embryonen ausnahmslos größer sind, als im Durchschnitt.

Aus diesen Beobachtungen darf ich wohl folgern, daß eine Larve keine Kontrolle über den Kannibalismus hat, sondern daß die Anzahl der verschluckten Eier von der Anzahl der konkurrierenden Geschwister, und der Elastizität des eignen Körpers abhängt.

Die Entstehung des Kannibalismus.

Die Ingestion der Eier und Embryonen bei *Fasciolaria* ist den Fällen bei andern Gastropoden ähnlich, in welchen die Larven sich entweder gegenseitig verzehren, oder sich auflösen zugunsten der andern. Es schien mir gerechtfertigt, alle solche Fälle der Ernährung zusammen als Kannibalismus zu fassen. Ich halte die Entstehung dieses eigentümlichen Verfahrens nicht für so einfach, wie es aus manchen Auseinandersetzungen folgen sollte.

McMurrich (86) referierte darüber, daß die »ova« in den Kapseln von *Crepidula fornicata*, *C. plana* und *C. convexa* sich teilweise auflösen und von den gesunden Embryonen verschlungen werden. Dasselbe zeigte sich noch ausgesprochener bei *Purpura floridana*.

Koren und Danielssen (56) fanden in den Kapseln von *Buccinum undatum* einen ähnlichen Unterschied in der Anzahl der älteren Embryonen und der Eier. *Buccinum* unterscheidet sich von *Fasciolaria* dadurch, daß viele von den Eiern, die sich nicht zu Embryonen entwickeln, sich trotzdem furchen. Carpenter (57) korrigierte die Ansichten von Koren und Danielssen über die Entstehung der Embryonen durch Konglomeration, indem er die Entwicklung von *Purpura lapillus* beschrieb, in welcher von 500—600 Eiern sich 12—30 zu Embryonen entwickeln, während der Rest sich unregelmäßig in 14—20 Teile teilt.

Selenka (72), der Carpenters Resultate bestätigte, glaubte nicht, daß die Teilungen der »sterilen« Eier dem Furchungsprozesse der Befruchteten entspräche — nicht nur, weil der erstere Prozeß so unregelmäßig verläuft, sondern weil gar kein Kern vorhanden sein soll. In den Kapseln der *Neritina fluviatilis* sollen nach Blochmann (82) alle Eier mit Keimbläschen versehen sein, die sich in der gewöhnlichen Weise an der Bildung der Richtungskörper und des weiblichen Pronucleus beteiligen sollen. Nach diesen Vorgängen

jedoch sollen die »sterilen« Eier sich so unregelmäßig betragen, daß Blochmann sich gezwungen fand mit Bütschli (77) in des letzteren Annahme — sie seien unbefruchtet, übereinzustimmen. Brooks (78) beobachtete, daß die 6—20 Eier in den Kapseln der *Urosalpinx cinerea* normalerweise sich alle entwickeln, daß aber zuweilen etliche derselben degenerieren und von den gesunden Larven als Nahrung gebraucht werden. Dieser Fall von ausnahmsweisem Kannibalismus gab McMurrich (loc. cit., p. 408) »A clue to the manner in which the phenomena seen in *Fasciolaria*, *Purpura lapillus* etc., have been brought about. An occasional egg in a capsule has from some cause or other broken down, and has been drawn into the digestive cavity of the developing embryos. This process having proved useful, is continued, and an arrangement such as I have described above for *Purpura floridana* obtained. From this it is but a step to what occurs in *Buccinum*, *Purpura lapillus* and *Neritina*. In *Fasciolaria* the process is, as far as we know at present, at its culmination.«

Abgesehen von den Schwierigkeiten, die sich in dieser einfachen Auffassung entgegensetzen, ist ein andrer Faktor, wie McMurrich selbst angibt, stets beim ausgesprochenen Kannibalismus vorhanden. »This is (loc. cit., p. 409) the non-fertilization of the majority of the ova, whereby it is impossible for them to develop to any great extent, and whereby they naturally break down when they have endeavoured to segment. We see this in *Neritina*, *Buccinum* and *Purpura lapillus*. In *Fasciolaria*, as stated above, the process reaches its climax, and in this case the sterile nutritive ova do not show the least trace of segmentation, nor do they ever show signs of maturation.«

Dieser zweite Faktor scheint mir von großer Wichtigkeit zu sein und wirft, da wir jetzt mehr über die Entwicklung der Geschlechtszellen bei den Gastropoden wissen, ein neues Licht auf die Entstehung des Kannibalismus.

Erstens mögen die eingeführten Stoffe, ungefurchte Eier, Teile gefurchter Eier, oder Embryonen, oder eine Mischung von irgendzweier oder dreier dieser Bestandteile sein. Bei *Neritina* und *Fasciolaria* z. B. werden ungefurchte Eier aufgenommen; bei *Buccinum* meistens gefurchte Eier, zuweilen ungefurchte; und bei *Crepidula*, *Purpura* und *Urosalpinx* Derivate von früheren oder späteren Entwicklungsstadien. Obgleich *Fasciolaria* in dieser Hinsicht neben *Neritina* steht, gleicht sie auch *Crepidula*, *Purpura* und *Urosalpinx*, denn die abnormen Larven der Pre-Kannibalperiode, sowohl als

manche der Zwerglarven und andre Abnormitäten späterer Perioden, werden von den normalen Larven aufgebraucht. Die Entstehung des Kannibalismus reduziert sich demnach auf zwei Fragen: Wie soll man erklären, daß so viele Embryonen zugrunde gehen? Warum sind so viele Eier unbefruchtet?

Ich glaube nicht, daß die Aufnahme dieser Substanzen Erklärung braucht, denn sie sind ja zweifellos als Nahrung nützlich. Daß manche der Embryonen sich auflösen, kommt, in *Fasciolaria* wenigstens, daher, daß sie von den Geschwistern, die das Glück haben, von schnellerfurchenden Eiern abzustammen, weit im Hintergrunde gelassen werden. Andre Gründe liegen auch auf der Hand — z. B. die Größe der Eier — die Widerstandsfähigkeit der Larven gegen die Schädigung durch Aussetzung bei Ebbe — oder die Störungen und Verletzungen, denen die Kapseln normalerweise preisgegeben sind. Ich kann mir nicht denken, daß das Zugrundegehen der Embryonen auf vergangener Zuchtwahl dieser Eigenschaft beruhe.

Daß so viele Eier, wie bei *Fasciolaria*, *Neritina* (Bütschli, Blochmann) und *Purpura* (Selenka) unbefruchtet bleiben, ist nicht so leicht zu verstehen, obgleich sich in *Purpura*, in der »Abwesenheit des Keimbläschens«, ein Grund finden lassen mag. Die unbefruchteten Eier der *Fasciolaria* reagieren nicht auf Chemikalien, obgleich Herr Professor Conklin durch ein paar Tropfen Ammoniak kleine Schwellungen an ihnen erzeugen konnte. Künstliche Befruchtung gelang mir unter den verschiedensten Umständen nicht, und in keinem meiner Experimente schienen die Eier die Spermien auch nur im geringsten Grade anzuziehen. Da bei den Gastropoden die Befruchtung normalerweise vor der Bildung der Richtungskörper stattfindet, bin ich zu der Ansicht gelangt, daß die Eier unvollkommen sind.

Wie ist diese Unvollkommenheit zu erklären? Ich lehne mich hierbei an die höchst interessanten Resultate von Meves (02). Bekanntlich hat Meves über die Spermatogenese der oligopyrenen oder wurmähnlichen Spermien, und den eupyrenen oder haarähnlichen Spermien von *Paludina* Näheres berichtet. Unterschiede in der Entwicklung dieser zwei Arten zeigen sich erst im Stadium der primären Spermatocyten, dadurch, daß zwei Hauptgrößen vorkommen — die größeren liefern schließlich die oligopyrenen Spermien, die kleineren die eupyrenen Formen. Wenn die primären Spermatocyten reifen, findet in der größeren Art keine Reduktion statt — die normale Zahl der Chromosomen 14 erscheint in dem sich teilenden Kerne. Diese Chromosomen werden so in der folgenden Teilung verteilt,

daß eine der Tochterzellen (sekundäre Spermatocyten) 10 bekommt, die andre nur 4. Wenn sich dann die sekundären Spermatocyten teilen, so teilt sich nur ein Chromosom für jede Art. Alle andern (3 in einer Klasse — 9 in der andern) lösen sich im Zellensaft auf. Auf diese Art und Weise entstehen Spermatiden, von denen ein jedes nur ein Chromosom enthält. Die eupyrenen Spermatiden und natürlich auch die von ihnen abstammenden Spermien enthalten sieben Chromosome.

Fasciolaria hat, wie *Paludina* und manche andre Prosobranchier, zwei Sorten von Spermien und ihrer Struktur nach zu schließen kann wenig Zweifel darüber sein, daß sie den oligopyrenen und eupyrenen Spermien, die Meves bei *Paludina* so schön beschrieben hat, entsprechen. Was der Grund für diesen Dimorphismus ist, ist mir gar nicht klar. Aber meiner Ansicht nach ist es nicht unmöglich, daß eine Form, wie *Fasciolaria*, welche ihn in ihren Spermien so ausgesprochen aufweist, ihn auch in ihren Eiern haben kann.

Daß *Fasciolaria* zwei Sorten Eier besitzt, die in ihren Reaktionen mit Spermien, und in ihrem Schicksal sehr verschieden sind, ist zweifellos. Sind diese Verschiedenheiten auf ovogenetische Vorgänge analog den spermatogenetischen von *Paludina* zurückführbar, so wären die sterilen Eier von *Fasciolaria* — die »kernlosen Eier von *Neritina*«, und die unregelmäßigen Furchungen der Eier von *Purpura* erklärt. Sollten weitere Untersuchungen diese Hypothese bestätigen, dann wäre die Entstehung des Kannibalismus nicht in der Zuchtwahl seiner kleinen Anfänge, sondern in Vorgängen, die mit ihnen korrelativ verbunden sind, zu suchen.

Die Entwicklung der Excretkörper und des Velums.

Die Excretkörper, auch »äußere Excretzellen« genannt (Conklin), oder »Subvelarmassen« (Osborne und »Urnieren« in der deutschen Literatur, beginnen bei *Fasciolaria* sehr früh, und sind auffallend nicht nur wegen ihrer Größe und Lage, sondern weil sie eine sehr wichtige Rolle im Stoffwechsel der Larve spielen.

Die frühesten Stadien wurden schon beschrieben (Fig. 3, 5 *Ex.K*).

Das nächste Stadium, das ich in meinem Material fand, zeigte die Excretkörper als zwei hohle Schwellungen, zwischen denen sich der Mund befindet (Fig. 6, 7, 8 *Ex.K*). Teile dieser Schwellungen stammen von den großen Zellen, welche die Seiten des Zylinders bildeten (Fig. 5 *Ex.K*), her, andre von danebenliegendem Ectoderm. Die Zellen haben jetzt nicht mehr die deutlichen Zellwände, sondern

erscheinen wie ein Syncytium, in dem Vacuolen und Nuclei unregelmäßig verteilt sind.

Eingehendere Beobachtung zeigt, daß ein mehr oder weniger definitives Verhältnis zwischen den Nuclei und den Vacuolen existiert, da die größten dieser letzteren meistens neben den Kernen liegen.

Ein vergrößertes Bild eines Teiles des rechten Excretkörpers der Larve in Fig. 8 ist in Fig. 13 wiedergegeben. Das Chromatin der Nuclei ist in kleine Körnchen verteilt, die zu einem Netzwerk um den Nucleolus herum verbunden sind. Rechts unten zeigt sich ein Nucleus in einer der Vacuolen eingebettet. Dieser Zustand ist der Übergang zu den folgenden Veränderungen.

Fig. 9 und 12, 14 und 15 zeigen, daß die Excretkörper viel bestimmter rechts und links vom Munde abgegrenzt sind. Auch zeigen sich jetzt Zellwände; eine größere Anzahl kleiner, dagegen gar keine großen Vacuolen. Das Verschwinden der großen Vacuolen scheint dadurch hervorgebracht zu sein, daß die Nuclei, die schließlich eine centrale Stellung in den Zellen einnehmen, durch die Vacuolen hindurchpassieren und sie auf diese Art und Weise in kleinere zerteilen (Fig. 14).

Über das Verschwinden und Wiederauftauchen der Zellwände bin ich mir nicht klar. Ich möchte jedoch darauf hinweisen, daß sie wahrscheinlich in dem früheren Stadium durch den großen Intracellulardruck, den die großen Vacuolen erzeugten, so dünn gestreckt wurden, daß sie unsichtbar wurden; daß aber beim Zerstückeln der großen Vacuolen, und dem Auslaufen der kleineren, der Cellulardruck so verringert wurde, daß sie sich schließlich wieder zeigten. Diesen Prozeß des Auslaufens der kleineren Vacuolen habe ich nicht gesehen, jedoch scheint es mir möglich, durch die große Zunahme der kleinen Körnchen, die sich zu dieser Zeit im Zellsaft zeigen, daß solches stattfindet. Diese kleinen Körnchen, wie ich später noch zeigen werde, scheinen von den Oberflächen der Vacuolen herzustammen.

Nachdem die großen Vacuolen zerteilt sind, und die Nuclei ihre centrale Stellung in den Zellen genommen haben, haben die Excretkörper eine Form, wie in Fig. 9 und 12 gezeigt ist. In vielen Fällen sind sie durch die Ingestion der Eier nicht wahrnehmbar (Fig. 10). In Fig. 9, die von einer gefärbten Larve verfertigt wurde, zeigt es sich, daß jeder Excretkörper unten um seine Basis herum einen Ring von Nuclei hat. Zellwände sind nicht zu sehen. Die Zellen des Ringes, die am weitesten von den Basen der Excretkörper entfernt

sind, nehmen an der Bildung des Velums teil, während die, welche der Basis am nächsten stehen, an der Weiterentwicklung der Excretkörper beteiligt sind. Die Beschreibung dieses Vorganges wird am besten in zwei Absätzen gegeben — die Veränderungen in dem Organ als ein Ganzes — und die Veränderungen, die sich in den einzelnen Zellen abspielen.

Die Veränderungen im Organ als Ganzes.

Ein horizontaler Schnitt durch die Excretzellen einer Larve im Alter derjenigen in Fig. 12 ist in Fig. 16 abgebildet. Der Schnitt zeigt die dünne Membran des Kopfbläschens (*Kpf.bl*), welche die zwei Außennieren vorn verbindet. Nach hinten ist der Schnitt offen. Die Außennieren sind zu dieser Zeit aus einer einzigen Lage ovaler Zellen gebildet, deren Inhalt in bestimmte Regionen geteilt ist (Fig. 17). Nach außen zu befinden sich die Kerne, welche in einer leicht färbbaren Mischung von Körnchen und Vacuolen eingebettet sind. Unter diesen färbbaren Substanzen ist klares und sehr fein granuliertes Cytoplasma. Kleinere Zellen, die sich diesen größeren seitlich anschließen, zeigen etwas verschiedene Struktur (Fig. 18).

Die weitere Entwicklung der Außennieren besteht darin, daß sie sich abrunden, wodurch sie in hohle Näpfchen verwandelt werden. Solch ein Näpfchen von der dem Embryo zugewandten Seite ist in Fig. 19 abgebildet. Die Zellen, durch die es mit der Wand des Embryos verbunden ist, unterscheiden sich durch ihre Größe und Form von den andern (*Verb.Rg*). Ein Vergleich mit Fig. 9 und 12, in denen die Außennieren an Ort und Stelle liegen, wird ihre Form klar machen.

Durch das Fortfahren des Abrundungsprozesses werden die Verbindungszellen mehr und mehr unter die Außennieren gezogen, und schließlich kommen die der entgegengesetzten Seiten nahe nebeneinander zu liegen. Diesen neuen Zustand zeigt Fig. 21, in welcher ein Querschnitt durch den Ring letzteren als zwei Kolben erscheinen läßt (*Verb.Rg*); auch verlieren diese Zellen ihre deutlichen Zellwände, wodurch die Kerne in eine rosettenartige Lage kommen, in der sie durch klare Räume voneinander geschieden sind.

Mit dem Vorschreiten des Abrundungsprozesses werden diese Kolben von Verbindungszellen schließlich zum Verschmelzen gebracht, und bilden auf diese Art und Weise einen Pfropfen (Fig. 22 *Pfrpf*). In diesem Pfropfen, wie in den Kolben, sind Zellwände schwer zu erkennen. Die Kerne sind entweder in einer soliden granulierten

Grundsubstanz irregulär eingebettet, oder am äußeren Ende des Pfropfens zu einer Reihe angeordnet, in der sie mit klaren Räumen abwechseln.

Unter stärkeren Vergrößerungen ist dieser Wechsel zwischen Kernen und klaren Räumen nicht so auffallend (Fig. 23), da die letzteren nicht nur von unregelmäßiger Form sind, sondern viel häufiger, als sie unter schwächeren Vergrößerungen zu sein scheinen. Bei diesen stärkeren Vergrößerungen zeigt es sich, daß das Chromatin in den Kernen unregelmäßig um die in einem klaren Raum vorkommenden Nucleolen zerstreut ist. Viele kleine klare Vacuolen kommen in den Kernen vor. Noch stärkere Vergrößerung zeigt, daß die klaren Zonen um die Nucleolen durch kleine von ihnen ausgehende Fortsätze durchsetzt sind (Fig. 24).

Ich konnte die Geschichte dieser Zellen nicht weiter in meinem Material verfolgen, doch glaube ich aus mehreren Gründen, daß sich schließlich die meisten in gewöhnliche Excretzellen verwandeln, die zwischen die außen gelegenen Zellen Fortsätze senden, und schließlich den ganzen Hohlraum der Außennieren ausfüllen. Ich glaube dies, weil in späteren Stadien überhaupt kein Hohlraum in den Außennieren existiert, und weil die inneren Zellen mit der Außenwelt durch feine Fortsätze verbunden sind, an deren Enden die Kerne sich befinden (Fig. 26 *Ftstz*).

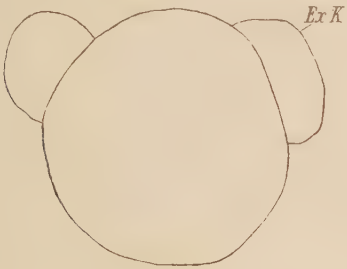
Von dem Momente ihres Entstehens bis zum Abfalle der Außennieren ist ein Teil dieses Kolbens direkt mit dem Ectoderm des Embryos verbunden (Fig. 21, 22).

Bobretzky (77[2]) hat einen analogen Fall beschrieben, und Conklin (97) sagt von der Entwicklung der Außennieren bei *Crepidula*: »In early stages these cells form a part of the ectodermic layer, but as the embryo grows older, they grow more prominent, and the whole mass is constricted at the base, so that it becomes pear-shaped, the narrower end being attached to the embryo and the larger end being distal. The surrounding ectoderm cells crowd in at the neck of this constriction, and work their way entirely beneath these excretory cells.«

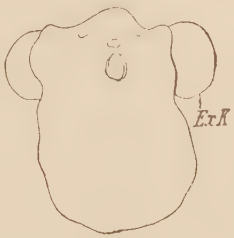
McMurrich (86[1]) fand überhaupt keine Membran unter den Außennieren von *Fascicolaria*, und Conklin hat darauf hingedeutet, daß dies daher käme, daß McMurrich sich mit den früheren Stadien beschäftigte, während Bobretzky die späteren Stadien seiner Form untersuchte. McMurrich jedoch arbeitete an früheren Stadien von *Fulgur*, und den späteren von *Fasciolaria*. Daher scheint es mir

wahrscheinlicher, daß er die Membran nicht fand, weil sie in älteren Embryonen ganz außerordentlich dünn wird.

Gleichzeitig mit den schon beschriebenen Veränderungen finden andre statt, als deren Resultat die Nieren eine ganz andre Lage bekommen. Der Embryo nimmt zu dieser Zeit sehr stark an Größe zu — nicht nur durch Schlucken einer großen Anzahl Eier, sondern durch wirkliches Wachstum. Diese Vorgänge bewirken, daß die Larven speziell an der Basis des Kopfbläschens sehr breit werden, so daß die Außennieren von vorn nach den Seiten verschoben werden (Textfig. 1). Später werden durch große Tätigkeit in der Anlage des Velum, und durch weiteres Wachstum des ganzen vorderen Endes, die Außennieren nach oben geschoben (Textfig. 2).

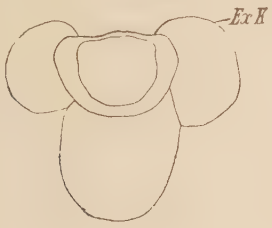


Textfig. 1.



Textfig. 2.

Zu dieser Zeit wird auch in dieser Region das Velum auffallend, und mit seinem Wachstum seitwärts werden die Außennieren auch nach den Seiten zu mitgeschleppt (Textfig. 3). So kommt es denn schließlich zustande, daß sie an den unteren Seiten des Velum hängen, wonach sie von Osborn (86[2]) Subvelarmassen genannt worden sind (Textfig. 4).



Textfig. 3.

Textfig. 4.

In dieser Lage bleiben dann die Organe bis zu Ende des Larvenlebens. Ist dieses vorbei, so degenerieren sie — die Kerne der Zellen lösen sich auf, und in den meisten Fällen werden sie abgestoßen,

ehe das Velum resorbiert wird. Es kommt aber eine große Anzahl von Ausnahmen vor, da in manchen Fällen ein viel intimeres Verhältnis zwischen Velum und Außennieren besteht. Fig. 27 ist ein typischer Fall. In dieser Niere wurde, nachdem ihre primitive Höhle durch den Kolben ausgefüllt wurde, das Velum selbst noch hineingezogen und dermaßen zusammengequetscht, daß sein eignes Lumen vernichtet wurde. In diesen Fällen wird das Velum oft mit den Außennieren als ein Stück abgeschnürt.

Diese intime Verbindung zwischen Velum und Niere erinnert an die »Ansae«, die Sarasin (82[2]) bei *Bithynia tentaculata* beschrieb. In dieser Form ist das Verhältnis beider noch ein viel intimeres. In Wirklichkeit ist das Velum selbst bei *Bithynia* zu einer Art Excretapparat modifiziert worden.

Veränderungen in den einzelnen Zellen.

Während die Außennieren sich, wie schon beschrieben, entwickeln, erleiden die einzelnen Zellen wichtige Veränderungen. Die Zellen sind von Vacuolen erfüllt, mit dazwischen zerstreuten Granula, welche einen mehr oder weniger deutlichen Ring entlang der Zellwände bilden (Fig. 15 *gr.Rg*).

Nachdem die Kerne ihre centrale Stellung in den Zellen angenommen haben, sind sie charakterisiert durch ihr fein granuliertes Chromatin und durch ein oder zwei Nucleolen, welche sich verschieden färben lassen und von einer klaren Zone umgeben sind. Große intercellulare Räume kommen auch vor, wahrscheinlich als eine Folge der schon erwähnten Schrumpfung der Zellen. Später jedoch rücken die Zellen näher aneinander an und die intercellularen Räume verschwinden (Fig. 20). In diesem Zustande treten die Zellwände viel mehr, wie in irgend einem früheren Stadium, hervor. Es kommt dies daher, daß die Zellwände nicht verschmelzen, sondern nur durch die Annäherung der anliegenden Zellen in der Dicke verdoppelt sind. Außerdem liefert jede Zelle einen Ring von Granula, welcher die innere Fläche ihrer Wände, wo diese in Berührung mit denen der Nachbarzellen sind, bekleidet. Ein Gang von Zelle *A* zu Zelle *B* würde daher ein Passieren durch den Granularing von *A*, die Zellwand von *A*, einen kleinen intercellularen Raum zwischen Zelle *A* und Zelle *B*, die Zellwand von *B* und den Granularing von *B* einschließen.

Nachdem die Zellen polygone Form angenommen haben, findet Amitosis statt, mit der Bildung polynucleierter Zellen mit drei bis

fünf Nuclei (Fig. 20). Dieser Vorgang der Amitosis ist detailliert in Fig. 28—39 dargestellt.

Zwei Eigentümlichkeiten in diesen Amitosen sind auffallend, die Formen der Kerne und das Verhalten der Nucleolen. In bezug auf die ersteren ist es klar, daß die Unregelmäßigkeit im Umriß teilweise eine Folge der Vacuolen ist, welche auf die Kernwandungen drücken (Fig. 33, 34, 37). In Fällen, in welchen die Kerne einen Prozeß der Zusammenziehung durchmachen (Fig. 31, 32, 33, 34, 37), ist es durchaus nicht sicher, wie viel von der Teilung auf innere Tätigkeiten des Kernes, und wie viel auf Druck von außen zurückzuführen ist. In bezug auf die Nucleolen ist es ganz augenscheinlich, daß sie in keiner ursprünglichen Beziehung zu den Kernteilungen stehen, da in manchen Kernen, welche keine Anzeichen einer Teilung aufweisen, zwei (Fig. 28, 29) vorhanden sind; in andern, welche noch in Teilung begriffen sind, drei vorkommen, in manchen Fällen von sehr verschiedener Größe (Fig. 31, 32, 34, 37), während einige Kerne keine Nucleolen zeigen (Fig. 36, 39). Die Nucleolen beweisen klar, daß die Generalisierung bekannt als »Remaks Schema« nicht zu diesen Kernteilungen paßt.

Ich bin nicht imstande gewesen, einen einzigen Fall zu finden, in welchem der Nucleolus in Teilung begriffen war, und der Schluß, daß eine solche Teilung entweder niemals stattfindet, oder wenigstens nicht in klarer Beziehung zu den Teilungen des Kernes steht, ist weiterhin gestützt durch solche Fälle, in welchen drei Nucleolen sehr verschiedener Größe und weit getrennt in solchen Kernen gefunden werden, welche ihre erste Amitose noch nicht vollendet haben. Ebendasselbe ist durch solche Fälle, in welchen sich Kerne auf einmal in mehr als zwei Fragmente teilen, illustriert (Fig. 20). Besonders aus diesen Fällen bin ich geneigt zu schließen, daß Nucleolen neu entstehen können.

Die amitotischen Teilungen fahren fort, bis die ursprünglichen Kerne in vier bis fünf Teile geteilt sind, welche in manchen Fällen in den Zellen weit verbreitet werden. In den Fällen, in welchen die Kerne sich sofort in drei oder mehr Fragmente teilen, bleiben die Stücke einige Zeit nahe beieinander (Fig. 20). Gewöhnlich aber trennen sich die Kerne und nehmen an Größe zu, so daß sie, zusammenaddiert, größer sein würden wie der Mutterkern, aus welchem sie entstanden sind.

Es ist interessant in dieser Beziehung, daß McMurrich (86[1]) nur einen Nucleus in den Ausscheidungszellen beschrieben hat, während

Osborn (86[2]), in demselben Bande, in welchem McMurrichs Artikel erschien, angibt, daß keine Kerne in den »sub-velar« Zellen der *Fasciolaria* existieren. Indessen sagt Osborn in einer kürzlich veröffentlichten Mitteilung (04): »In den äußeren Enden der Zellen findet man starke Anzeichen von Amitosis.«

Hiernach bin ich nicht sicher, ob er den Prozeß wirklich gesehen, oder nur gute Gründe, ihn zu vermuten, hat.

Die Kerne, welche aus amitotischen Teilungen hervorgegangen sind, sind verhältnismäßig groß und sehr günstige Objekte für das Studium. Mit den höchsten Vergrößerungen, welche ich benutzte (Obj. 12, Oc. 8, 12, 18), war ich imstande, in Schnitten zu sehen, daß die jeden Nucleolus umgebende Zone nicht einfach ein runder Raum, sondern daß wirklich ihre Außenlinie sehr unregelmäßig ist, indem sie sich nach außen in fein verjüngten Fortsätzen in den Körper des Kernes verlängert (Fig. 40, 41, 42). Diese Zonenfäden sind durch feine Granula begrenzt, welche in dem Kernsaft suspendiert sind. Sie sind viel kleiner wie das Chromatin des nuclearen Reticulum, geben aber dieselben Reaktionen mit Farbstoffen. Daraus vermute ich, daß sie wirklich Chromatin in einem Zustande feiner Verteilung sind.

An jeder Seite seiner Basis hat ein Fortsatz einen größeren Chromatinklumpen, welcher ein Teil des Chromatinnetzwerkes ist. In vielen Fällen enden gewisse Fäden distal in Anschwellungen (Fig. 40 *Vac*), welche manchmal auf der dem Nucleolus benachbarten Seite zusammengeschnürt sind. Diese Konstriktion mag durch den Druck der großen Chromatinklumpen verursacht sein. Manche Kerne enthalten Vacuolen (Fig. 40 *Vac'*) (siehe auch viele vorhergehende Zeichnungen), während andre Vacuolen zeigen, welche nach außen in die Zelle ausbrechen (Fig. 41, 42 *Vac''*). In einem Falle (Fig. 42 *Vac''*) wurde gesehen, daß eine solche Vacuole direkt von der Extranucleolarzone in den Zellkörper entschlüpfte. In allen andern Fällen, in welchen entschlüpfende Vacuolen beobachtet wurden, schienen sie von andern Orten in den Kernen zu kommen. Das Arrangement der Chromatinklümpchen an der Basis der Fortsätze erklärt, warum die Zonen in ganzen Präparaten unter schwacher Vergrößerung in runder Form erscheinen, denn die Fortsätze zwischen den Chromatinmassen sind dünn und farblos, daher unsichtbar unter Bedingungen, welche das Chromatin allein zeigen. Aber die Stellung der Granula kann auch über die unregelmäßige Form der Extranucleolarzone selbst Aufschluß geben. Denn wenn wir uns eine flüssige Kugel als nach

außen in allen Richtungen vom Nucleolus vorstrebend vorstellen, würden Hindernisse irgendwelcher Art, nachdem sie so viel als möglich nachgegeben hätten, sie aufhalten, ausgenommen in den Richtungen des geringsten Widerstandes, welche sich natürlich zwischen den Granula befinden würden. Daß die Vacuolen Flüssigkeit enthalten, ist nach später folgenden Betrachtungen wahrscheinlich; daß die großen Chromatingranula mehr Widerstand bieten, wie der gewöhnliche, fein granulierte Kernsaft, ist, glaube ich, eine gerechtfertigte Annahme, nicht nur als Folge ihrer relativen Größe und Dichte, sondern auch, weil das gröbere Chromatin zu einem bestimmten Netzwerk verbunden ist, welches sicher als mehr widerstandsfähig angesehen werden kann, als der Kernsaft, in welchem es suspendiert ist.

Eine einzelne Vacuole ist in Fig. 43 stark vergrößert gezeigt. Ihre Oberfläche scheint ein mit kleinen Granula bedecktes Häutchen zu sein; die Granula halte ich für identisch mit den kleinen Granula des Kernsaftes, in welchem die Vacuole früher suspendiert war. Wenn eine solche Vacuole platzen sollte, und der flüssige Inhalt austreten, würde eine große Anzahl von Granula zurückbleiben. Dieses Platzen von Vacuolen würde sowohl die Entstehung des Granularinges erklären, von dem schon öfter die Rede war, als auch die Verminderung des intracellulären Drucks, durch welchen in einem früheren Stadium die Zellwände plötzlich sichtbar werden. Das Innere einer mit Reagentien behandelten Vacuole ist von einem zarten, fast unsichtbaren Netzwerk, dem Coagulum, durchsetzt (Fig. 43), dies und die Tatsache, daß sich das Innere einer Vacuole nicht färben läßt, sind meine Hauptgründe für die Annahme, daß sie Flüssigkeit enthalten.

Ehe ich zu den Veränderungen, welche die Zellen außer durch Amitosis erleiden, oder zu meiner Auffassung der vorgelegten Tatsachen übergehe, will ich in Kürze die Natur des Nucleolus betrachten. Montgomery (99) hat in seiner Abhandlung darauf aufmerksam gemacht, daß Gebilde von sehr verschiedenen Eigenschaften verschiedentlich und nachlässigerweise Nucleoli genannt worden seien. Später (02) hat Hoffmann kurz die verschiedenen Klassen von Körpern, welche Nucleoli genannt worden waren, verzeichnet. Diese Klassen sind: 1) Ansammlungen von Chromatin in größerer Masse, wie in den gewöhnlichen Chromatingranula, 2) kleine, klare vacuolenähnliche Gebilde, die sich schwach färben lassen (Paranucleoli nach Montgomery), 3) runde Körper in Keimbläschen, welche außer Plastin

alles Chromatin des Kernes enthalten, 4) Körper, welche sich verschieden von dem Chromatin färben, die sogenannten wahren Nucleolen oder Plasmosomen.

Der Nucleolus, welchen wir betrachtet haben, ist keine Anhäufung von Chromatin, da er eine davon verschiedene Färbungsreaktion hat.

Dies schließt die erste und dritte Möglichkeit aus.

Die zweite Möglichkeit fällt auch weg, weil der Nucleolus weder eine Vacuole noch ein Paranucleolus ist, was durch seine Dichte und seine Affinität für Färbemittel bewiesen ist. Nur die vierte Möglichkeit bleibt übrig, nämlich die, daß er zur Klasse der Plasmosomen oder wahren Nucleolen gehört. Hierher gehören die Nucleolen in den Außennieren der *Fasciolaria*, wie die, welche Hoffmann (02) in den großen Makromeren der *Nassa mutabilis* beschrieben hat. In dieser Art scheinen die Nucleolen eine sehr wichtige Rolle in der Ernährung des Embryo zu spielen. In *Fasciolaria* nehmen die Nucleolen, wie später klarer werden wird, auch Teil an dem Metabolismus des Embryo, obgleich die geleistete Arbeit nicht so klar angezeigt ist, wie in Hoffmanns Zeichnungen der *Nassa*.

Die andern Veränderungen, welche in den Zellen der Außennieren stattfinden, teilen sich in drei Klassen: Veränderungen der Größe, der Form und des Inhalts. Gewöhnlich wachsen die Zellen stark in die Länge, ohne eine entsprechende Vergrößerung der Breite. Dies führt zu langen Zellen, welche infolge der Zusammendrängung, unter der sie sich entwickeln, prismatisch werden (Fig. 44). Solche Zellen, welche vom Pfropfen abstammen, und welche das Innere der ursprünglichen Käppchen ausgefüllt haben, nehmen auch stark an Größe zu und senden Fortsätze bis nach außen zwischen die andern Zellen. Dies ist besonders wahrnehmbar in Querschnitten (Fig. 26 *Ftst*). Diese sekundären Ausscheidezellen zeigen auch, wie die primären, außer den Veränderungen in Größe und Form, Veränderungen ihres Inhalts. Während im Anfang die sekundären Zellen nicht besonders körnig, und die primären nur sehr feinkörnig waren, sind in den unteren klaren Räumen (Fig. 16, 17, 18) diese beiden Arten von Zellen in ihrem voll entwickelten Zustande überall grobkörnig. Die groben Granula sind in einer Art Reticulum geordnet, welches ein sehr unruhiges Muster hat. An den Enden der Zellen ist das Muster durch die Gegenwart von Vacuolen und Nuclei unterbrochen (Fig. 26, 27, 45). Eine typische Zelle aus der Mitte der voll entwickelten Außenniere genommen, ist außer durch ihre prismatische, verlängerte Form, durch

eine Art Haube charakterisiert, in welcher sich Kerne und Vacuolen befinden. Die Kerne sind schon beschrieben worden und es ist ferner nichts zur Beschreibung der Haube hinzuzufügen, da diese weiter nichts ist als die obere Fläche der Zellen. Ein Gegenstand, der schon mehrere Male erwähnt wurde, zeigt sich besonders gut sowohl in Zupfpräparaten als in Schnitten — der Granularing. In ganzen Zellen wird dieser Ring an dem unteren Rande der Haube gesehen, wo er sich etwas über der prismatischen granulären Region unter ihm erstreckt. Dieser Ring ist im Schnitte in Fig. 45 *gr.Rg* gezeigt.

Wie schon erwähnt, degenerieren die Außennieren gegen Ende des Larvenlebens. Dieser Prozeß führt zum Verschwinden der Kerne und einer Verminderung in der Größe der Zellen, wodurch diese ihre eckige Form verlieren. Die Kerne verlassen ihre centrale Lage und bewegen sich gegen die Zellwände, wo sie verflachen, sehr dünn werden, und schließlich sich in Granula auflösen, ähnlich denen des Granularinges.

Die Verminderung der Größe der Außennieren ist nicht in erster Hand eine Folge vom Abstoßen von Zellen, obgleich dies stattfindet, sondern eher auf tatsächliche Reduktion der Größe der Zellen selbst zurückzuführen. Es scheint, als ob deren Inhalt nach dem Verschwinden der Kerne löslicher wird als wie zuvor. Schließlich werden entweder die Außennieren allein abgeworfen, oder es mag in den Fällen, in welchen sich nähere, als die gewöhnlichen, Beziehungen zum Velum entwickelt haben, auch dieses mit ihnen abgestoßen werden.

Sekundäre Außennieren.

Eine der überraschendsten Tatsachen, denen ich in meinem Studium des Embryo der *Fasciolaria* begegnet bin, ist die Anwesenheit in einer großen Anzahl von Larven mit sekundären Außennieren. Nicht nur, daß deren Vorkommen sehr unerwartet ist, man findet sie auch an ungewöhnlichen Plätzen. In manchen Fällen werden sie an der Unterseite des Velums, gerade hinter den großen Nieren gefunden. Hier erreichen sie etwa ein Drittel der Größe der primären Organe. In andern Fällen werden einzelne Zellen des postoralen Velums modifiziert (Fig. 46, 47 *ExK'*), und in noch andern (Fig. 48 *ExK'*) fand ich gewisse Zellen des Kopfbläschens bedeutend vergrößert und den Excretionszellen ähnlich. Bisweilen wurde Amitosis in diesen Hilfsnieren beobachtet. Das Vorkommen dieser Zellen in verschiedenen

Plätzen, besonders im Bereich des postoralen Velums zeigt, daß nicht viel Grund zu der Ansicht, welche manche Autoren aussprechen, vorliegt, daß eine Zelle, weil sie eine Zelle des Velum ist, nicht auch eine Excretionszelle sein könnte.

Die Bedeutung der Amitosis.

Wilson (02[2]) hat eine kurze Übersicht der Literatur über amitotische Kernteilungen gegeben, und hat auch den allgemeinen Stand unsres Wissens in bezug auf den Zweck dieses ungewöhnlichen Prozesses besprochen. Das allgemeine Resultat früherer Studien ist, daß Amitosis, ausgenommen in Fällen, wo sie auf pathologische Zustände zurückführbar ist, mit einem hohen Grade von Spezialisierung verbunden ist, und daß Zellen, auf diese Weise spezialisiert, auf dem Wege zur Degeneration sind. Diese Ansicht wurde von Flemming ausgesprochen und fand Stütze durch die Untersuchungen von Ziegler und vom Rath. Ziegler zeigte, daß amitotisch sich teilende Kerne durch ihre Größe und die Tatsache charakterisiert sind, daß sie oft sich im Zustande sehr aktiver Secretion oder Assimilation befinden. vom Rath kam zu dem Schluß, daß, »wenn einmal eine Zelle amitotische Teilung durchgemacht hat, sie ihr Todesurteil empfangen hat; sie mag nun wirklich für einige Zeit fortfahren, sich durch Amitosis zu teilen, geht aber unabweislich schließlich zu Grunde« (Wilson).

Spätere Forschungen von Meves, Preusse und Pfeffer haben gezeigt, daß dieser Schluß zu extrem ist. Ganz kürzlich hat Osborn (04) Tatsachen ans Licht gebracht, welche später besprochen werden sollen, die anscheinend nicht in Übereinstimmung mit der Lehre sind, daß Amitosis ein Zeichen von seniler Degeneration der Zellen sei. Conklin (03) auf der andern Seite ist zu dem Schluß gekommen, daß amitotische Teilungen in den niederen Follikelzellen des Heimchens (*Gryllus pennsylvanius, Gryllus abbreviatus* und *Gryllus domesticus*) Erscheinungen der Senilescenz sind.

Der Fall von *Fasciolaria* zeigt klar, daß die amitotischen Teilungen Begleiter eines hohen Grades von vegetativer Tätigkeit sind. Nicht allein zeigt sich dies durch den fein verteilten Zustand des Chromatins, sondern auch durch die Entstehung von Vacuolen in den Kernen und deren Übertritt in die Zellen. Wie vorher erwähnt bleibt es zweifelhaft, ob die Nuclei ganz aus eignem Antriebe sich teilen, oder ob die Teilungen zum Teil Folge des Druckes der Vacuolen sind. Ob der eine oder der andre Grund oder beide vorliegen, macht

keinen Unterschied im Endresultat, denn die Oberfläche, auf welcher Metabolismus stattfinden kann, ist sehr durch die Teilungen vergrößert, ohne Rücksicht auf die Gegenwart oder Abwesenheit teleologischer Faktoren. Ich glaube daher, daß in unserm Falle Amitosis mit einem Grade von secretorischer Tätigkeit verknüpft ist (vielleicht reciprok).

In bezug auf die Lehre der Zellen-Senilescenz möchte ich mir ein Urteil vorbehalten. Wie Osborn (04) gezeigt hat, kann Amitosis in Embryonalzellen nicht gut mit Altersschwäche verknüpft sein. vom Rath's Spruch, daß eine Zelle, welche amitotische Teilung erlitten hat, zum Tode verurteilt sei, ist nicht nur in einem Spezialfall durch Pfeffers Experimente an *Spirogyra* als unrichtig erwiesen worden, sondern er ist als Verallgemeinerung kein sehr wichtiger Beitrag zur Wissenschaft, da jede Zelle früher oder später zugrunde gehen muß. Wenn wir dem Worte »verurteilt« einen besonderen Sinn unterlegen sollen, so muß es der sein, daß die Zellen, auf welche er sich bezieht, ihren Lebenspfad sicherer vorgeschrieben haben, als wie es gewöhnlich der Fall ist. Mein Studium der Amitose in den Außennieren der *Fasciolaria* hat mich überzeugt, daß der Prozeß in diesem Fall nicht mit Altersschwäche der Zellen verbunden ist, da sie sehr früh in dem Leben der betreffenden Zellen auftritt.

Wirklich folgt die längste Periode der Tätigkeit, durch welche diese Zellen passieren, der Amitose, und geht nicht vorher. Wenn diese Art der Kernteilung ein Zeichen von Altersschwäche wäre, würde man erwarten, daß es die letzte Handlung der Kerne sein würde, wie dies bei den Teilungen der Keimbläschen in den verschluckten Eiern der Fall ist.

Funktion der Außennieren.

Die Autoren, welche die Funktion der Außennieren beschrieben haben, fallen in zwei Gruppen: in die, welche annimmt, daß diese Organe Renalorgane sind, und in die, welche leugnet, daß sie ausscheidende Arbeit verrichten. Einer der ersten, der sich zugunsten einer excretorischen Tätigkeit aussprach, war Selenka (72[1]), welcher *Calyptrea sinensis* bearbeitete. Bobretzky (77[2]) kam zu einem ähnlichen Schluß durch sein Studium der Embryologie von *Nassa*, *Natica* und *Fusus*. Rabl (79) indessen leugnet, daß die entsprechenden Zellen von *Planorbis* als Excretionsorgane wirken, und scheint seine Meinung auf die Tatsache zu basieren, daß sie ein Teil des Velum sind. Sarasin (82[2]) fand eine besonders nahe Beziehung zwischen

Velum und diesen Renalzellen (zusammen die Ansae) in *Bithynia*, war aber aus diesem Grunde nicht geneigt, ihre excretorische Tätigkeit zu bezweifeln. McMurrich und Osborn (86) kamen zu ähnlichen Schlüssen, der erstere in bezug auf *Fulgur* und *Fasciolaria*, der letztere nur in bezug auf *Fasciolaria*. Erlangers (92) Studium von *Bithynia* brachte ihn in Übereinstimmung mit Rabl. Erlanger schlug vor, diese Zellen, anstatt von ihrer Ausscheidungsfunktion zu reden, für den Leberzellen ähnlich zu halten, daß sie Lagerhäuser für Reservenahrungsstoffe seien, welche später in der Entwicklung verbraucht werden. Angesichts der großen Ähnlichkeit, welche zwischen den großen Entodermzellen der hinteren Wandung des Schlundes bei *Fasciolaria* (später zu beschreiben), und den Außennieren besteht, ist Erlangers Meinung zum mindesten nicht unnatürlich. Conklin (97) kommt zu dem Schluß, daß die entsprechenden Zellen der *Crepidula* Excretionsorgane seien, und er scheint mir der erste gewesen zu sein, welcher andre Gründe für seine Meinung, als die Anwesenheit von Konkrementen und Vacuolen, hatte; denn er gibt an, daß die äußeren Excretionszellen, statt sich mit Hämatoxylin-Königspurpur zu färben, eine dunkle Karminfarbe annehmen, wenn sie mit diesem Reagenz behandelt werden. Da diese Karminfarbe auftritt, wenn Hämatoxylin mit einer schwachen Säure behandelt wird, kommt Conklin zu dem Schluß, daß die Excretionszellen ein saures Secret enthalten.

Von der Entwicklung und der Struktur der äußeren Excretionskörper der *Fasciolaria* ist die Ansicht, daß diese Zellen am Metabolismus kräftig beteiligt sind, gewiß gerechtfertigt, aber daß sie als Renalorgane funktionieren, folgt nicht notwendigerweise aus morphologischen Gründen.

Ich bin imstande gewesen, sicheren Beweis zu erbringen, daß sie Secretionsorgane sind. Das Material, auf welches ich meine Schlüsse basiere, wurde durch eine chemische Analyse erbracht, welche mein Vater so freundlich war für mich zu machen. Da diese Analyse nicht nur in ihrer Beziehung zu dem Gegenstand unsrer Diskussion interessant ist, sondern auch als ein Beispiel davon, was mit kleinen Mengen von Material zu erreichen ist, gebe ich sie etwas ausführlicher wieder.

Im Sommer 1903 entnahm ich mehrere hundert Außennieren von *Fasciolaria*-Larven, extrahierte sie in Chloroformwasser und sandte die Lösung nach Baltimore.

1) Ein Kubikzentimeter dieser Lösung wurde mit alkalischer

Permanganatlösung destilliert, und der totale Stickstoff als 3504 g per Liter gefunden.

2) Da die Embryonen in einer eiweißhaltigen Substanz schwimmen, und da etwas von dieser unvermeidlich mit den Außennieren in das Chloroformwasser gelangt war, war es nötig eine Korrektur für diese Fehlerquelle einzufügen. Dies geschah durch Coagulation des echten Eiweißes in 1 ccm Flüssigkeit durch Behandeln mit Essigsäure und Erhitzen. Nach Fällung des echten Eiweißes wurde das Filtrat wie vorher mit alkalischem Permanganat destilliert. Es waren nur noch 2262 g Stickstoff per Liter vorhanden.

Folglich war das echte Eiweiß als Stickstoff ausgedrückt die Differenz von 1242 g per Liter.

3) Der nächste Schritt war die Bestimmung des Stickstoffs, welcher gewöhnlich als »freies Ammoniak« angesprochen wird, d. h. welcher als Ammoniaksalz oder als Amine vorhanden ist, welche durch Alkali zerlegt werden. Zu diesem Zweck wurde 1 ccm der Flüssigkeit mit Natriumcarbonat destilliert. Es wurde gefunden: Stickstoff als »freies Ammoniak« 0099 g per Liter.

4) Der Zweck der nächsten Operation war festzustellen, ob Albumosen oder Peptone vorhanden seien. Hierfür wurde 1 ccm der Originallösung mit Natriumchlorid gesättigt, und mit Phosphor-Wolframsäure gekocht. Die Lösung wurde abfiltriert und das Filtrat mit Äthylalkohol versetzt, bis das Natriumchlorid sich ausgeschieden hatte. Dann wurde wieder filtriert und das Filtrat, wie vorher, mit Kaliumpermanganat behandelt. Das Resultat war 2273 g Stickstoff per Liter. Es war so bewiesen, daß weder Albumosen noch Peptone vorhanden waren. Die 2273 g dieses Experimentes sind für unsre Zwecke identisch mit den 2262 g des zweiten Experimentes. Wenn man von dem Totalstickstoff, wie zuerst gefunden, den Stickstoff abzieht, der als »freies Ammoniak« vorhanden ist, so verbleiben 2163 g per Liter, welche noch nicht identifiziert sind.

5) Wenn dieser Rest von 2163 g Stickstoff per Liter aus Urea oder Homologen besteht, so sollte theoretisch 1 ccm der Flüssigkeit 17 ccm Stickstoff Gas entwickeln, wenn er mit Natrium hypobromid behandelt wird. Tatsächlich wurde etwas weniger wie 2 ccm Gas erhalten. Da dies den Stickstoff, welcher das »freie Ammoniak« entwickelt, mit einbegreift, 0099 g per Liter, so können wir ruhig annehmen, daß die Postulate der Theorie erfüllt wurden und bestimmt aussprechen, daß die Gegenwart von Harnstoff oder Homologen in dem wässerigen Auszug der Außennieren der *Fasciolaria* bewiesen ist.

Die Resultate der Analyse sind in folgender Tabelle zusammengestellt[1]:

Ein Liter des wässerigen Auszuges der Außennieren enthält:	N als Eiweiß	1243 g
	N » freies Ammoniak	0099 »
	N » Harnstoff oder Homologe	2163 »
	Totaler Stickstoff	3504 g

Der Beweis, daß Ausscheidung stattfindet, war lange in meinem Besitz, ehe ich eine Idee davon hatte, wie die Ausscheidung der Stoffe tatsächlich stattfand. Hoffmann (02) fand Stützen für die Annahme, daß die Nucleolen der großen Makromeren von *Nassa mutabilis* den Prozeß der Excretion so vornehmen, daß sie Nahrung von den großen, mit Dotter beladenen Zellen aufnehmen, und sie in den Verdauungskanal überführen, in welchen die ventralen Enden dieser Zellen vorspringen. Die so ausgeschiedenen Stoffe, glaubt Hoffmann, treten als Rohprodukte auf einer Seite der Nucleolen ein und verlassen dieselben auf der andern in verändertem Zustande. Diese Meinung war auf die Beobachtung basiert, daß die Nucleolen immer eine zusammenhängende Front auf der Seite zeigen, auf welcher Rohmaterial sie zu erreichen erwartet werden kann, während sie auf den Seiten, nach dem Verdauungskanal hin, immer die Form eines Viertel Mondes, mit unregelmäßig gezackten Schneiden haben, als ob Stoffe aus ihnen austreten. In einigen Fällen wurden solche Stoffe wirklich gesehen. Während die Nucleoli der Außennieren der *Fasciolaria* unzweifelhaft in den Metabolismus eingreifen, bin ich nicht imstande gewesen, solche direkte morphologische Beweise zu finden, wie sie Hoffmann in *Nassa* nachgewiesen hat. Die Nucleolen der *Fasciolaria* haben keine konstante Stellung in bezug auf die Zufuhr von Rohmaterial, denn erstens sind sie viel weiter von der ursprünglichen Quelle des Rohmaterials entfernt — dem Verdauungskanal —, und ferner sind keine zwei Nucleolen in gleicher Entfernung von dieser Quelle. In Ermangelung von Beweisen, welche sich mit den von Hoffmann gelieferten vergleichen lassen, bin ich nicht imstande, mir über die Einzelheiten der Transformationen, welche durch die Kerne und Nucleolen bewirkt werden, eine Vorstellung zu machen.

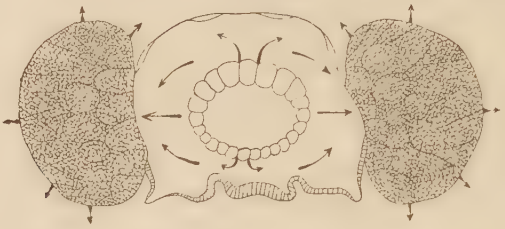
[1] Der normale Betrag von Stickstoff in Seewasser war in der Analyse vernachlässigt, da er sich in den angewandten kleinen Mengen nicht nachweisen ließ.

Alle Bestimmungen, außer der des freien Stickstoffgases wurden colorimetrisch mittels Nesslers Reagenz in Hehners Zylindern ausgeführt.

Osborn (04) berichtete in einer kurzen Abhandlung, daß die cuboidalen Entodermzellen der »Gastrula« von *Fasciolaria* Amitosis zeigen, und vermutet, daß diese Tätigkeit in Verbindung mit dem Verdauungsprozeß stattfindet. Die frühesten Stadien, welche ich besitze, und welche überhaupt Entoderm zeigen, sind keine Gastrulae in technischem Sinne, noch sind die Entodermzellen cuboidal. Sie sind, wie auf den vorhergehenden Seiten gezeigt wurde, spindelförmig und stark verlängert, was genau so ist, als man von einer Membran erwarten würde, welche so stark wie das Entoderm während der Periode des Kannibalismus gestreckt ist. Osborns »Gastrulae« sind wirklich »Kannibalen«, in welchen der definitive Mund längst durchgebrochen ist, und in welchen die Außennieren schon angelegt sind. Nach einer langen, vergeblichen Suche durch die frühesten Stadien, habe ich schließlich die von Osborn beschriebene Amitosis in dem Vorderende des Schlundes einer Larve gefunden, welche ein Velum hatte. In der vorderen Region des Schlundes sind die Zellen seiner hinteren Wand groß, vielkernig und stark granuliert (Fig. 49, 50, 51 *End.Ex*). An den distalen Enden sind Vacuolen. Die Kerne sind wahrscheinlich durch Amitosis entstanden. Einige dieser Zellen sind zerplatzt und ihr Inhalt fließt heraus. Sie ähneln stark den Zellen der Außennieren. Die Zellen der lateralen und ventralen Wände des Schlundes (Fig. 49) haben ein sehr verschiedenes Aussehen. Diese, anstatt lang und granuliert zu sein, sind von sehr unregelmäßiger Form, das Cytoplasma ist fast unsichtbar, und nahe an die Zellwände gedrängt, oder in unregelmäßigen Strängen. In dem Centrum haben manche der Zellen einen großen freien Raum, in welchem die Kerne liegen. Die Nucleolen dieser Kerne liegen öfters in freien Vacuolen, und in vielen Fällen sind weitere Vacuolen an andern Orten in den Kernen verteilt (Fig. 52). Von diesen sind viele im Prozeß amitotischer Teilung. Am Rande der lateralen und ventralen Wände des Schlundes scheinen manche Grenzzellen abgestorben zu sein, während andre deutlich im Absterben begriffen sind. Dadurch ist die Außenlinie höchst unregelmäßig gemacht, indem sie ausgefranst und mit Granula und Fragmenten von Zellen besetzt erscheint. Dieses Absterben der Zellen, deren allgemeines vacuolisiertes Aussehen, das Vorkommen von Amitose, und der fein verteilte Zustand des Chromatins in den Kernen zeigen alle an, daß die Zellen aktiv in den Metabolismus eingreifen, und die einfachste Vorstellung ist, daß sie, wie Osborn vermutet, am Verdauungsprozeß beteiligt sind.

Daß etwas aus diesen Zellen austritt, lehrt ihr Aussehen. Ich

glaube daher, daß von ihnen im Laufe ihrer Tätigkeit als Verdauungszellen, Abfallprodukte ausgeschieden werden, welch letztere durch die Körperhöhle in die Höhle des Velum übertreten, durch die basale Membran in die Außennieren gelangen, und durch diese ausgestoßen



Textfig. 5.

werden. Die Textfig. 5 ist bestimmt, eine graphische Vorstellung dieses Prozesses zu geben.

Homologien der Außennieren.

Während viele ältere Autoren, seit Ganin, die Außennieren der Prosobranchier erkannt, und ihnen Ausscheidungsfunktionen zugeschrieben haben, ist, glaube ich, ein tatsächlicher Beweis, daß wirklich Excretion stattfindet, nicht erbracht worden. Die bereits erwähnten Differenzen in bezug auf die Funktion dieser Organe sind auch von einer bedeutenden Diskussion über deren Homologien begleitet. So erklärt Salensky (72) die Außennieren der *Calyptraea sinensis* für homolog mit den »Urnieren« der Pulmonaten, und umgekehrt, homologisiert Fol (75) die Außennieren der Pulmonaten mit den Urnieren der Prosobranchier. Bobretzky (77 [2]), indem er die Urnieren von *Nassa mutabilis*, *Natica* und *Fusus* beschrieb, schien die von Salensky aufgestellten Homologien angenommen zu haben. Bütschli (77 [1]) aber, in seiner Arbeit über *Paludina viripara* verwahrte sich sehr gegen diese Vergleiche. Er machte darauf aufmerksam, daß die Folschen Homologien sich auf ganz verschiedene Gebilde beziehen, und daß, während die Urnieren von *Paludina* vielleicht mit den Urnieren von *Lymnaeus* und *Planorbis* homolog sein könnten, sich von keiner Homologie mit den äußeren Excretionskörpern, »Urnierenzellen«, dieser Formen reden ließe.

Dies brachte die bedeutsame Tatsache ans Licht, daß es mehr als eine Art von »Urnieren« gibt, von denen die eine teils mesodermalen, teils ectodermalen Ursprungs ist (*Paludina*, *Planorbis*) und sich durch eine Pore nach außen öffnet; die andre aus Ansammlungen

modifizierter Ectodermzellen, welche an der postoralen Reihe des Velum (*Lymnaeus, Planorbis*) oder, wie die späteren Untersuchungen von McMurrich (85) und Conklin (97) gezeigt haben, hinter dem Velum liegen können, besteht. Die zweifache Verwirrung, eine Folge des Versuchs, die Außennieren der Prosobranchier mit den Urnieren der Pulmonaten, und der entgegengesetzte Vorschlag, die Außennieren der Pulmonaten mit den »Ur-« oder »Kopfnieren« der Prosobranchier für homolog zu erklären, war wahrscheinlich stark durch den losen Gebrauch des Wortes »Urniere« unterstützt. In Verbindung hiermit ist es interessant, festzustellen, daß Korschelt und Heider (93), als sie Bobretzkys Zeichnungen für ihr Lehrbuch kopierten, die Erklärungen zu diesen so veränderten, daß »Ur« durch »Ex« ersetzt wurde.

Rabl (79) kam zum Schlusse, daß die Außennieren der *Planorbis* ein Teil des Velum seien, und daß sie nichts mit »Kopfnieren« zu tun hätten. Sarasin (82) beschrieb eine sehr intime Beziehung zwischen Velum und Außennieren bei *Bithynia tentaculata*. Wirklich beschreibt er die beiden unter einem Namen, die »Ansae«. Indem er über ihre Homologien spricht, sagt er: »Nach den Erfahrungen von Bobretzky, Bütschli und mir liegt auf jeder Seite der Prosobranchierembryonen ein Häufchen großer Ectodermzellen, das bei *Paludina* und *Bithynia* mit Wimperöffnung nach außen mündet. Nach Bütschli und Fol finden sich dieselben bei *Planorbis*. Ist dies richtig, so haben die Süßwasserpulmonaten zwei Organpaare, die als Urnieren zu deuten sind, ein vorderes und ein hinteres Paar. Hat Rabl recht, daß die von Bütschli zuerst gefundenen großen Zellen bei *Planorbis* und *Limnaeus* zum Velum gehören, so sind wahrscheinlich die von Bütschli und mir bei *Paludina* und *Bithynia* gefundenen Organe den hinteren Urnieren der Süßwasserpulmonaten homolog.«

Dieser letztere Standpunkt war zur Zeit, als McMurrich (85) schrieb, zweifellos der richtige. McMurrich kam zum Schluß, daß die »primitiven Ausscheidungsorgane« von *Fasciolaria* und *Fulgur* Teile des Velum sind. Er fand, daß sie bei *Fulgur*, sobald der Rand des Velum zuerst bemerkbar wird, erscheinen, er fand aber nicht die entsprechenden frühesten Stadien der Organe bei *Fasciolaria*. McMurrich glaubte, daß *Paludina* und *Bithynia*, bei denen sowohl Außennieren als auch Urnieren gefunden werden, den Schlüssel zu den Beziehungen dieser Organe geben. So sagt er (l. c. S. 438): »Es scheint wahrscheinlich, daß die Excretionszellen (Außennieren) ursprünglich Teile des präoralen bewimperten Randes des Velum waren,

und, als deren excretorische Funktionen aus irgend einem Grunde mehr und mehr wichtig wurden, wurden sie vom Velum abgetrennt, und traten in einen höheren Grad der Entwicklung ein, so daß sie schließlich die primitiven ‚Kopfnieren' (Urnieren) ersetzten.« Nach dieser Ansicht sind die Zustände bei *Paludina* und *Bithynia* primitiv; dasselbe könnte man auch über die bei den Pulmonaten sagen. Außerdem schließt diese Ansicht ein, daß solche Prosobranchier, wie *Fulgur*, *Fasciolaria* und *Crepidula*, früher »Kopfnieren« hatten, daß diese aber durch »Excretionszellen« (Außennieren) ersetzt wurden. Es existieren gute Gründe für die Annahme, daß *Paludina*, *Bithynia* und die Pulmonaten nicht primitiv sind, und es liegt kein Beweis vor, daß die marinen Prosobranchier einst »Kopfnieren« besaßen. Angesichts dieser Tatsachen muß McMurrichs Theorie des Ersatzes fallen.

Erlanger (92), obgleich er die excretorische Funktion der »Ansae« von *Bithynia* leugnet, gibt zu, daß aus morphologischen Gründen diese Zellen als Äquivalente der sonderbaren Zellen des Velum der Pulmonaten und der marinen Prosobranchier angesehen werden könnten.

Heymons (93) führte eine andre Quelle der Verwirrung ein, indem er die Homologie der Excretionszellen der Opisthobranchier mit den Außennieren der Prosobranchier nachzuweisen suchte. Diese Homologie erscheint weit hergeholt, da die Excretionszellen von *Umbrella* nahe dem Anus der Larven gelegen sind, obgleich sie ihren Ursprung viel weiter nach vorn haben. Dieser Unterschied in der Lage schien Heymons nicht von Wichtigkeit, da, wie er sagt, McMurrich schon nachgewiesen habe, daß die Excretionszellen in verschiedenen Abständen hinter dem Velum liegen können. Conklin (97) antwortet hierauf: »Dieser Unterschied in Lage aber scheint mir ein sehr bedeutender zu sein. In allen Prosobranchiern liegen diese Zellen direkt hinter dem Velum, während in *Umbrella* sie von dieser Struktur durch beinahe den ganzen Durchmesser des Embryo getrennt sind. Weiter würde die Tatsache, daß sie in das Innere der *Umbrella* sinken, bedeuten, daß sie von den Excretionszellen der Prosobranchier verschieden sind.«

Es ist ganz augenscheinlich, daß, in der so weit berücksichtigten Literatur von wenigstens drei Arten von »Urnieren« gesprochen wurde, von denen zwei öfters an demselben Tier vorkommen. Um die Unterschiede klar hervorzuheben, scheint es mir gerechtfertigt, die teilweise mesodermalen, teilweise ectodermalen Strukturen der Prosobranchier und Pulmonaten, die aus der inneren Körperhöhlung durch eine Pore nach außen münden, als Urnieren zu bezeichnen; die

modifizierten Ectodermzellen, die bei den Süßwasserpulmonaten und den Süßwasser- und marinen Prosobranchiern auch bei Gegenwart der Urnieren vorkommen mögen, aber als Außennieren zu bezeichnen, und schließlich solche Organe, wie sie Heymons bei *Umbrella* vorfand, einfach Excretionszellen zu nennen.

Wer die schönen schematischen Bilder der mesodermalen Urniere, die uns nach Stauffacher (98[2]) die *Trochophora* von *Cyclas cornea* zeigt, gesehen hat, kann ähnliche Gebilde bei den Prosobranchiern und Pulmonaten nie mit den Außennieren verwechseln, oder auf eine Homologie zwischen den zwei Arten von »Urnieren« schließen. Meisenheimer hat aber (98[1]), indem er an *Limax maximus* die Urniere vom frühesten bis zum letzten Stadium verfolgte, Gründe vorgeführt, die einen zwingen, diesem Organ einen rein ectodermalen Ursprung zuzuschreiben. Die Gründe, die Stauffacher bei *Cyclas* vorführt, sind überzeugend, daß bei diesem Lamellibranchier die Urniere hauptsächlich mesodermalen Ursprungs ist. Es scheint daher nötig, wenigstens vorläufig, noch eine vierte Art »Urniere« anzunehmen, und die vorgeschlagene Klasse der wirklichen Urnieren je nach dem Ursprung ihrer für den Excretionsprozeß selbst wichtigen Teile, in mesodermale und ectodermale Urnieren einzuteilen.

Es ist von Wichtigkeit, daß die Urnieren andrer Lamellibranchier, Pulmonaten und Prosobranchier untersucht werden, um festzustellen, ob die Unterschiede, auf die Stauffachers und Meisenheimers Arbeiten hindeuten, allgemein sind, oder ob trotz aller Vorsicht doch noch Täuschungen vorliegen. Jedenfalls kann im jetzigen Stadium unsres Wissens keine Homologie zwischen den Urnieren der Prosobranchier, Pulmonaten und Lamellibranchier festgestellt werden, höchstens wäre es unter den zweifellos mesodermalen und unter den zweifellos ectodermalen Organen dieser Tiere tunlich.

Jedenfalls ist zwischen den mesodermalen Urnieren und den ectodermalen Außennieren, wie sie bei *Fasciolaria*, *Fulgur*, *Crepidula* u. a. vorkommen, keine Homologie festzustellen. Wie verhalten sich aber die ectodermalen Urnieren zu den Außennieren? Ich glaube, daß man auch hier nicht von einer Homologie reden darf, denn was die eigentliche Struktur dieser Organe und deren Entwicklung angeht, so sind die Unterschiede zwischen ectodermaler Außenniere und ectodermaler Urniere ebensogroß als die zwischen Außenniere und mesodermaler Urniere. Daß im ersteren Fall die zwei Arten zufällig aus demselben Keimblatt entstehen, sollte kein Grund sein, sie als

homolog anzusehen. Die Logik, die dies benötigt, muß schließlich die drei Keimblätter und alle organischen Gebilde, seien sie auch der verschiedensten Art, homologisieren!

Conklin (97) fand, daß die »äußeren Excretionszellen« (Außennieren) von *Crepidula* keine Verbindung mit dem Velum haben. Dies ist auch in historischem Sinne von *Fasciolaria* wahr, denn hier treten diese Organe lange vor dem Velum auf, so daß deren endliche Verbindung mit diesem keine primitive ist, wie McMurrich uns glauben machen wollte, sondern sekundär, und durch ihren Ursprung unmittelbar unter dem Entstehungsort des Velum veranlaßt. Die Außennieren von *Fasciolaria* sind daher grundsätzlich ebensowenig wie die von *Crepidula* Teile des Velum.

Ich möchte aber nicht den Eindruck erwecken, mich auf die Seite derer geschlagen zu haben, die behaupten, daß eine Zelle nicht gleichzeitig velar und excretorisch sein könne. Bei *Fasciolaria* sind einige der accessorischen Außennieren sicher Teile des Velum. Während es mir wichtig scheint, daß die weithergeholten Vergleiche zwischen »Ur-« oder »Kopfnieren«, Außennieren und Excretionszellen (*Umbrella*), und die Verwirrung, die diese Vergleiche zur Folge gehabt haben, in ihrem wahren Lichte verstanden werden, und durch wirkliche Beziehungen ersetzt, bin ich nicht der Ansicht, daß die Homologien zwischen Außennieren der Prosobranchier und Pulmonaten zu streng gehalten werden sollten. Unzweifelhaft existiert eine allgemeine Verwandtschaft zwischen den Außennieren dieser zwei Ordnungen von Gastropoden, aber das Vorkommen dieser Art Ausscheidungsorgan an verschiedenen Regionen des Ectoderm derselben Larve zeigt, daß fein ausgedachte Homologien nicht viel bedeuten mögen, denn die Wichtigkeit der Außennieren ist hauptsächlich physiologisch, und ihre Tätigkeit kann, wenn nötig, von andern Ectodermzellen ergänzt oder übernommen werden.

Baltimore, 15. Dezember 1904.

Nachtrag.

Kurz nach Absendung meines Manuskriptes erschien eine Arbeit, »Amitosis in the Embryo of *Fasciolaria*«, American Naturalist, Vol. XXXVIII, von H. L. Osborn, die ich hier noch besprechen will. Osborn, indem er über die Struktur der Kannibalen schreibt, sagt

(l. c. S. 871) »there is a throat and a small amount of ectoderm, not nearly enough to enclose the yolk spherules (Eier)«; und S. 877, »The gastrulas before they have swallowed the food ova are (according to information and drawings access to which I owe to the kindness of Prof. McMurrich) very queer-looking objects on account of the very ample folds of the ectoderm to allow for the distension which is to follow. One would expect that the entoderm would be equally so, in order to receive the ova into an endoderm lined cavity, but after much study of this point, I am convinced that unusual as it is, there is not enough endoderm to enclose these ova, but only a very small amount reaching out a short distance from the throat in all directions . . . . . «. »A study of various series agrees in showing only one very thin layer the ectoderm in contact with the ova except near the stomodaeum.«

Daß Osborn das ectodermale Häutchen der Kannibalen nicht fand, ist begreiflich, da diese Membran außerordentlich dünn ist, und in Schnitten nach den gewöhnlichen Methoden angefertigt, leicht zerstört wird. Ich hatte solche Schwierigkeiten, daß selbst nach Anwendung der Kreosotmethode meine besten Schnitte nicht immer tadellos waren. Trotzdem zeigten sie eine kontinuierliche ectodermale Membran, über deren Existenz die »very ample folds« der Pre-Kannibalen überhaupt keinen Zweifel lassen können.

Da das Entoderm nicht kontinuierlich und an vielen Stellen so dicht mit dem Ectoderm verschmolzen ist, daß man kaum die zwei Membranen unterscheiden kann, so folgt natürlich, daß die Abwesenheit des Ectoderm in Osborns Schnitten, die Abwesenheit des Entoderms zur Folge hatte. Osborn hat recht, wenn er sagt »there is not enough endoderm to enclose these ova«, aber nicht in dem Sinne, wie er es gemeint hat, denn die Schnitte, die gar kein Entoderm zeigten, konnten keine Vorstellung von dem unterbrochenen Zustande dieser Membran geben.

In bezug auf die Außennieren sagt er S. 874: »The physiological significance of this organ is indicated by its name. As usual with prosobranchs, the embryo develops inside an impervious capsule consequently it is of great importance that the wastes from its actively developing tissues be kept out of contact with them. This is done by intra-cellular storage. The barrier of living cytoplasm at the outer end of the cell keeps the cell the better from disintegrating and the contained material from escaping. This device reminds one of the Lepidoptera and their scales as reservoirs for waste nitrogen

during metamorphosis«. »Amitosis here is clearly in accordance with the view, that senescence and amitosis are closely related; for these cells are plainly reaching the end of their career. Though they are for the time a part of a very young embryo, the organ is no more an integral part of the embryo, than the embryonic membranes of Arachnids and insects, in which amitosis is well known to be associated with senescence. It is really merely an embryonic structure. It is not however clear, that the active secretory function of these cells is a cause of the amitosis.«

Daß die Außennieren als Sammelplätze von Abfallprodukten funktionieren, ist zweifellos wahr, da sie zur Zeit ihrer Abstoßung noch von bedeutender Größe sind. Die Verkleinerungen, die mit zunehmendem Alter an ihnen bemerkbar sind, zeigen aber schon für sich, daß die Außennieren nicht nur als Sammelplätze zu deuten sind. Die nuclearen Aktivitäten, die ich im vorhergehenden beschrieben habe, zeigen, daß die angesammelten Stoffe in eine andre, meines Erachtens lösliche, Form umgearbeitet werden. Daß solche Excretion Nachteile für die in einer undurchlässigen Kapsel enthaltenen Embryonen mit sich führen würde, ist ganz klar, aber die Kapseln sind nicht, wie Osborn annimmt, undurchlässig, wovon man sich leicht durch sehr einfache Experimente überzeugen kann; z. B. trocknen die dem Wasser entnommenen Kapseln in einem Tage ganz aus, und wenn man sie in einer zu geringen Menge für mehrere Tage aufbewahrt, kann man den schlechten Einfluß, den Störung des normalen Gas- und Flüssigkeitswechsels mit sich führt, leicht an den Embryonen erkennen.

Die Aktivität der amitotisch entstandenen und sich teilenden Kerne, von denen Osborn überhaupt nicht spricht, kann nicht als Zeichen der Senescenz gedeutet werden, sondern ist mit hohem Stoffwechsel verknüpft. Aus diesem Grunde allein ist die Ansicht, sie seien nicht integrale Teile des Embryo, falsch, aber selbst, wenn sie nur als Sammelplätze von stickstoffhaltigen Abfallprodukten funktionierten, so wären sie insofern, als diese Funktion von Wichtigkeit im Leben der Larven ist, doch integrale Teile der Embryonen, die nicht ohne diese oder gleichwertige Organe bestehen könnten.

Zitierte Literatur.

56. Koren u. Danielssen, Fauna littoralis Norvegiae. Bergen 1856.
57. W. Carpenter, On the development of Purpura. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. ser. Vol. XX. 1857.
72¹. E. Selenka, Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus. Niederländ. Arch. für Zoologie. I. Bd. 1871—1873.
72². W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
75. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Compt. Rend. Acad. Sc. T. LXXXI. 1875.
77¹. O. Bütschli, Über Paludina vivipara. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
77². N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
78. W. K. Brooks, Preliminary observations upon the development of the marine prosobranchiate Gastropods. Chesapeake Zool. Laboratory. Johns Hopk. Univ. Scient. Results. 1878.
79¹. C. Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphologisches Jahrbuch. Bd. V. 1879.
79². H. Fol, Études sur le développement des Gastéropodes pulmonés. Arch. Zool. exp. gen. T. VIII. 1879.
82¹. F. Blochmann, Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Diese Zeitschrift. Bd. XXXVI. 1882.
82². P. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1882.
86¹. J. P. McMurrich, A contribution to the embryology of the Prosobranch Gastropods. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins University Baltimore. Vol. III. 1886.
86². H. L. Osborn, Development of the Gill in Fasciolaria. Ibid. Vol. III. 1884—1886.
92. R. v. Erlanger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. Erster Theil. Zur Entwicklung von Bithynia tentaculata. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. X. 1892.
93¹. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1893.
93². R. Heymons, Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea Lam. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
97. E. G. Conklin, The Embryology of Crepidula. Journal of Morphology. Vol. XIII. 1897.
98¹. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. II. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1898.
98². Hch. Stauffacher, Die Urniere von Cyclas cornea. Ibid. Bd. LXIII. 1898.
99. T. H. Montgomery, Comparative cytological Studies. Journal of Morphology. Vol. XV. 1899.
02¹. F. Meves, Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Diese Zeitschrift. Bd. LXXII. 1902.

02². E. B. Wilson, The Cell in Development and Inheritance. New York 1902.
02³. R. W. Hoffmann, Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Diese Zeitschr. Bd. LXXII. 1902.
03. E. G. Conklin, Amitosis in the Follicle Cells of the Cricket. American Naturalist. Vol. XXXVII. 1903.
04. H. L. Osborn, Amitosis in the Embryo of Fasciolaria. Science. Vol. XIX. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

Cyl, Zylinder;
Dt, Dotter;
Ect, Ectoderm;
End, Entoderm;
End.Ex, entodermale Excretzellen;
ExK, Excretkörper;
ExK', sekundäre Excretkörper;
Fs, Fuß;
Ftstz, Fortsatz;
gr.Rg, granulärer Ring;
Hb, Haube;
Ht, Häutchen;
Hin, hinteres Ende;
hin.Bl, hinteres Bläschen;
Kpf.bl, Kopfbläschen;
Mak, Makromeren;
Md, Mundöffnung;
Mes, Mesoderm;
op.Gr, optische Grube;
Pfrpf, Pfropfen;
Syn, Syncytium;
Vac, Vacuole mit klarer Zone verbunden;
Vac', Vacuole lose im Kern;
Vac'', Vacuole nach außen entschlüpfend;
Verb.Rg, Verbindungsring;
Vel, Velum;
Vor, vorderes Ende.

Tafel VI—IX.

Alle Bilder, bis auf eins, wurden mittels des Abbeschen Zeichenapparates verfertigt, selbst die zusammengesetzten, wie Fig. 2 und 12, deren Teile jeder soweit wie möglich erst separat abgezeichnet wurde. Alle Zeichnungen wurden zur Ebene des Tisches gemacht. Sämtliche Figuren sind hier auf die Hälfte der Originale reduziert. Die Vergrößerungsangaben beziehen sich auf diese reduzierten Bilder.

Fig. 1. Pre-Kanniballarve. Vorderes Ende nach oben, wo sich die Kopfblase mit ihrem schäumigen Ectoderm klar wiedergibt. Vergrößerung D Obj. X 4, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 2. Pre-Kanniballarve. Aus Dünnschnitten rekonstruierte Figur. Vorderes Ende nach oben; Zylinder etwas oberhalb der Vertikalmittellinie. Hinteres Ende sehr unregelmäßig. Vergrößerung 7 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Larve desselben Alters, wie in Fig. 2, in der Ebene des Zylinders. Mitten ist der Dotter, nach außen passierend ist Entoderm, Mesoderm und Ectoderm. Oben rechts und links am Zylinder sind die ersten Anlagen der Excretkörper oder Außennieren. Vergrößerung 12 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 4. Ein horizontaler Schnitt durch die Larve, die in Fig. 2 aus Dünnschnitten rekonstruiert ist. Vergrößerung 7 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch den Zylinder der Larve Fig. 2. Unterer Teil stark bewimpert und vacuolisiert, eine Degeneration, die dem Durchbruch des Mundes zuvorgeht. Rechts und links die Excretkörper. Erste Anzeichen der Amitose. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 6. Junge Kanniballarve kurze Zeit nach Durchbruch des Mundes. Die Larve liegt auf ihrer linken Seite; vorderes Ende nach oben. Der rechte Excretkörper zeigt sich deutlich; unter ihm der Mund, hinter ihm vier Dotterkugeln, die von den Makromeren der Furchungsperiode herstammen, die aber erst jetzt, wo die Larve durch Aufnahme von Eiweißsubstanz etwas geschwollen ist, sich zeigen. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 7. Kannibal, der zwei Eier verschluckt hat, von der ventralen Seite gesehen. Der Mund liegt zwischen den zwei Excretkörpern; unter dem rechten stehen zwei Makromeren heraus. Im Vergleich mit früheren Stadien ist diese Larve viel regelmäßiger. Vergrößerung D Obj. X 2, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 8. Kannibal, der schon vier Eier verschluckt hat und ein fünftes bewältigt. Auffallend sind die großen Außennieren, die jedoch nicht ein älteres, sondern ein jüngeres Stadium als Fig. 7 darstellen. Größe, Anzahl der verschluckten Eier usw. lassen nicht auf Alter schließen, vielmehr der histologische Zustand der Außennieren. Vergrößerung D Obj. X 2, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 9. Kannibal, der 14 Eier verschluckt hat. Außennieren in viel höherem Grade der Entwicklung als in vorhergehenden Bildern. Zellwände sind jetzt bleibend da und die Kerne haben schon in einigen Fällen amitotische Teilungen durchgemacht. Vergrößerung 40 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 10. Vollgemästeter Kannibal. Kopfbläschen nach oben. Solch eine Larve mag über 300 Eier enthalten. Vergrößerung 20 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 11. Querschnitt durch einen etwas älteren Kannibalen. Mesoderm zeigt sich nicht in dieser Ebene. Viele der Eier sind schon zerplatzt, in andern teilen sich die Keimbläschen durch Amitose. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 12. Die Ventralseite eines älteren, aus Schnittpräparaten zusammengestellten Kannibalen. Kopfbläschen, Außennieren, Mund und Fuß sind einem Individuum entnommen, der übrige Körper einem andern. Das Kopfbläschen ist größer als wie gewöhnlich, doch in andern Hinsichten ist es normal. Das Bild zeigt genau die an einem einzelnen Exemplar überhaupt nicht wahrzunehmenden Verhältnisse der äußeren Organe. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 13. Teil der Oberfläche eines Excretkörpers im Stadium der Fig. 8. Zellwände nicht wahrnehmbar. Vacuolen sehr verschiedener Größe kommen zu dieser Zeit vor. Die Kerne sind meistens in der Nähe der großen Vacuolen. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2 X 18 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 14. Optischer Schnitt durch einen Excretkörper, etwas älter als in Fig. 13. Zellwände sind jetzt wahrnehmbar. Die Kerne scheinen durch die größeren Vacuolen zu passieren. Eine der Zellen hat gar keine sehr großen Vacuolen mehr, aber eine Anzahl kleiner, mitten unter welchen sich der Kern befindet. Memorandum der Vergrößerung existiert nicht.

Fig. 15. Optischer Schnitt durch ein etwas älteres Stadium. Stark vergrößert. Die großen Vacuolen sind ganz verschwunden; die Kerne haben eine centrale Lage aufgenommen, und den Zellwänden entlang sind Ansammlungen von Körnchen. Memorandum der Vergrößerung existiert nicht.

Fig. 16. Querschnitt durch die Excretkörper einer Larve etwas jünger al die in Fig. 9. Oben sind zwei Außennieren durch die dünne Membran de Kopfbläschens verbunden, nach unten ist der Schnitt offen, weil das Kopf bläschen erst von der Larve hat entfernt werden müssen. Vergrößerun 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 17. Einige Zellen aus der Mitte eines Excretkörpers Fig. 16. Ver größerung 12 Obj. X 1, Oc. 2. Leitz.

Fig. 18. Einige Zellen aus der Region des Verbindungsringes Fig. 16 Vergrößerung 7 Obj. X 8, Oc. 2. Leitz.

Fig. 19. Ältere Außenniere, von der dem Embryo zugewendeten Seit gesehen. Memorandum der Vergrößerung existiert nicht.

Fig. 20. Optischer Schnitt durch eine ältere Außenniere, in der Amitos sich abspielt. Die Zellen sind jetzt Polygone, nahe zusammengedrängt, und vo kleineren Vacuolen erfüllt. Vergrößerung A Obj. X 4, Oc. 2. Zeiss.

Fig. 21. Querschnitt durch eine Außenniere, etwas älter als Fig. 19, a welch letzterer die Ebene des Schnittes angegeben ist. Der Hohlraum ist di Höhle des Näpfchens; unten rechts und links zeigen sich Schnitte durch de Verbindungsring. Vgl. Fig. 19. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge Leitz.

Fig. 22. Älterer Schnitt in derselben Ebene. Zeigt, daß der Verbindungs ring zerschmolzen ist und einen in den Hohlraum des Näpfchens hinein projek tierenden Pfropfen gebildet hat. Unten rechts und links ist der Pfropfen mi dem Ectoderm der Larve verbunden. Vergrößerung 3 Obj. X 8, Oc. 2. Leitz

Fig. 23. Pfropfen aus Fig. 22. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz

Fig. 24. Vier Pfropfenkerne. Vergrößerung 12 Obj. X 8, Oc. 2 X 20 Tuben länge. Leitz.

Fig. 25. Kopfende einer vollentwickelten Veliger-Larve. Das Kopfbläs chen mit seinen zwei Tentakeln liegt mitten im Velarfeld. Zwischen der prä oralen und der postoralen Reihe des Velums ist die Mundöffnung, und unte der postoralen Reihe zeigt sich deutlich der Fuß mit seiner Drüse. Unter dem Velum hängen rechts und links die Excretkörper, die nicht immer von gleiche Größe sind. Die numerierten Linien, die durch das Bild in verschiedenen Rich tungen gezogen sind, geben die Ebenen, durch die ihnen gleich numerierte Schnitte geführt sind (vgl. Textfig. 4). Vergrößerung 20 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 26. Querschnitt durch eine vollentwickelte Außenniere. Ebene des Schnittes an Fig. 25 angegeben. Vergrößerung A Obj. X 4, Oc. 2 X 20 Tuben länge. Zeiss.

Fig. 27. Längsschnitt durch eine vollentwickelte Außenniere. Ebene des Schnittes an Fig. 25 angegeben. Dieser Schnitt zeigt Näheres über die Verhält nisse, die bei einer mehr als gewöhnlich innigen Verbindung zwischen Velum und Außennieren obwalten. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 28—39. Optische Schnitte durch Außennierenzellen, in denen Ami tosen sich abspielen. Vergrößerungen 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 40—42. Dünnschnitte durch amitotisch entstandene Kerne der Außen nierenzellen. Besonders bemerkenswert sind die unregelmäßigen klaren Zonen um die Nucleolen herum. Vergrößerung 12 Obj. X 6, Oc. 2 X 2. Leitz.

Fig. 43. Eine isolierte Vacuole stark vergrößert, freier Hand gezeichnet

Fig. 44. Eine einem vollentwickelten Excretkörper aus der Mitte entnommene

Excretzelle. Bemerkenswert ist die lange, gestreckte, prismatische Form und das haubenartige obere Ende der Zelle. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2 X 18 Tubenlänge. Leitz.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine solche Zelle. Vergrößerung 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

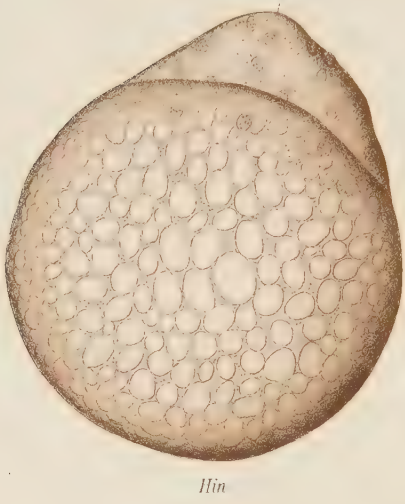
Fig. 46. Längsschnitt durch ein Velum, in dem einige Zellen der postoralen Reihe zu sekundären Excretzellen (*ExK*) verwandelt sind. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

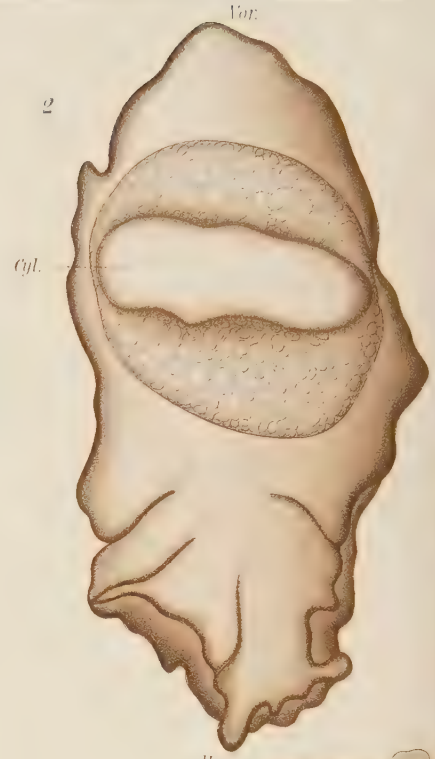
Fig. 47. Seitliche Oberfläche eines Velums; oben die prä- unten die postorale Reihe, letztere mit sekundären Excretzellen (*ExK'*). Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2 X 20 Tubenlänge. Leitz.

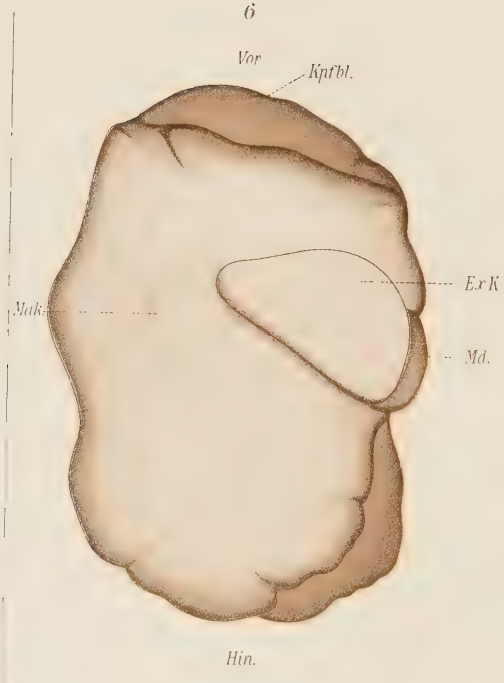
Fig. 48. Kopfbläschen eines vollentwickelten Veligers, von oben gesehen. Rechts und links sind die Tentakel, und zwischen ihnen einige sekundäre Excretzellen. Vergrößerung 40 Diam. Erect Image Dissecting Microscope. Leitz.

Fig. 49. Eine aus mehreren durch einen älteren Kannibalen geführten Querschnitten zusammengesetzte Figur. Vergrößerung 3 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

Fig. 50, 51, 52. Dünnschnitte durch Zellen des Schlundes der in Fig. 49 erwähnten Larve. Fig. 50 u. 51 sind durch Zellen der seitlichen und hinteren Wandung des Schlundes; Fig. 52 der vorderen, wo die Verhältnisse verschieden sind. Vergrößerungen 12 Obj. X 3, Oc. 2. Leitz.

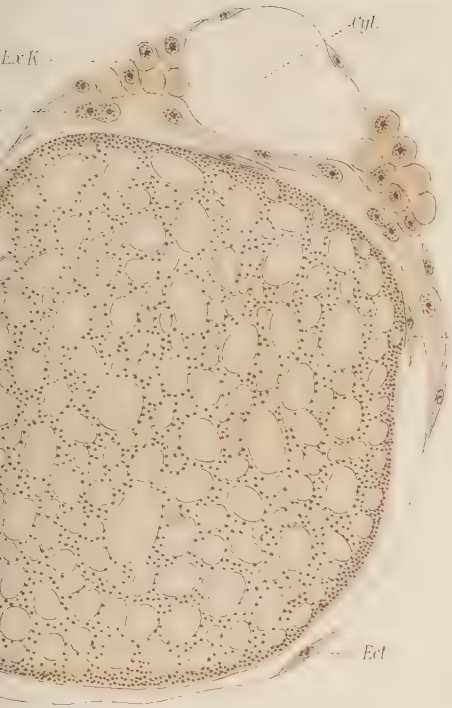

1
Vor.
Kpfbl.
Hin


2
Vor.
Cyl.
Hin

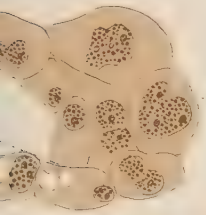

6
Vor
Kpfbl.
ExK
Mak
Md.
Hin.

ExK

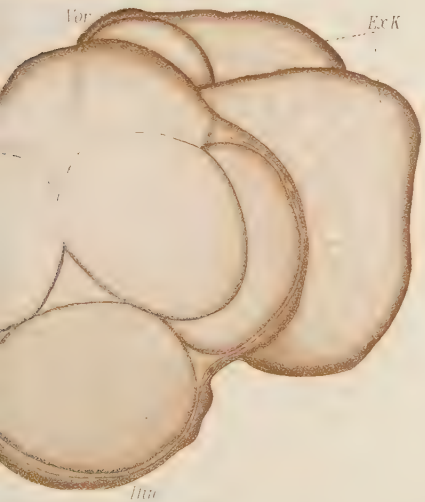
Vor
7
Kpfbl
ExK
Md.
Mak
Et

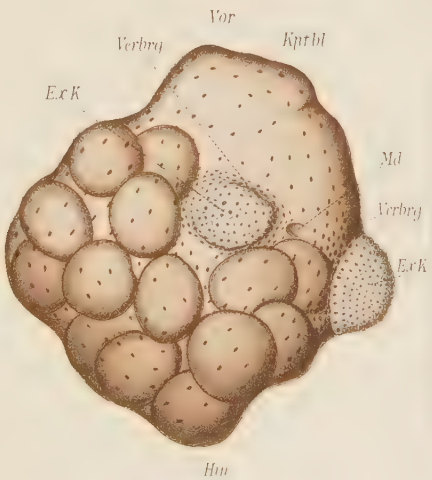


4

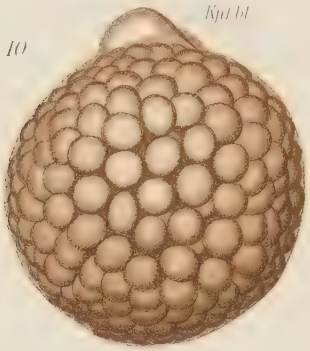


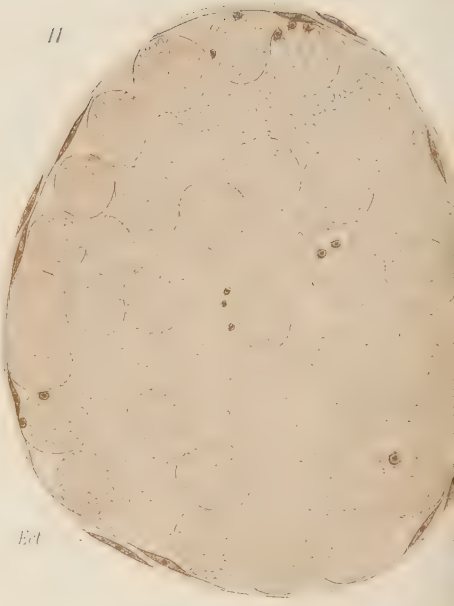
9

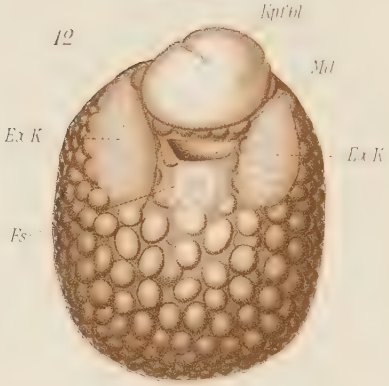


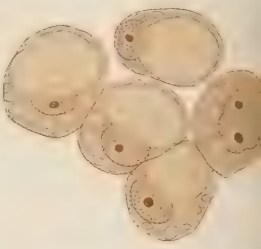


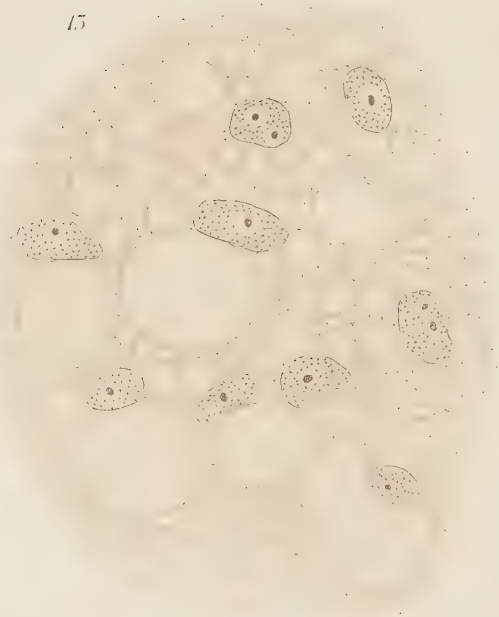
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

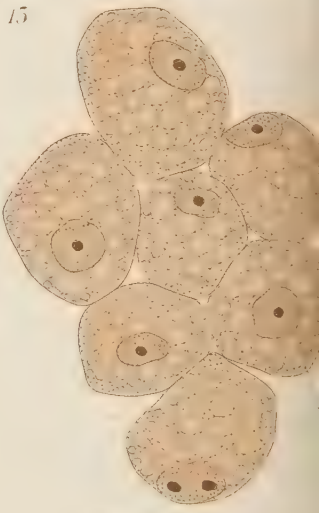

Kpf bl
10

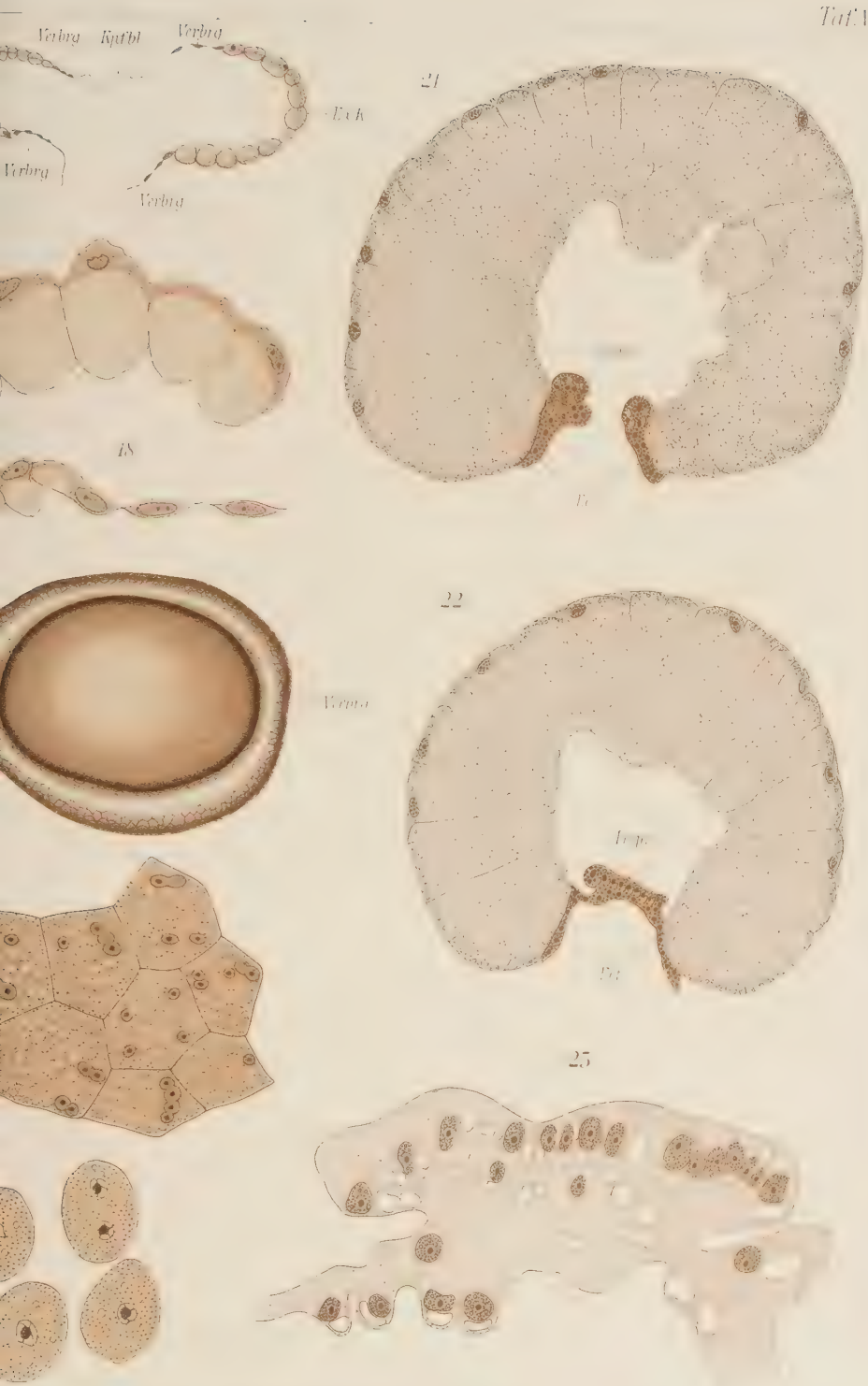

11
Ect


Kpf bl
12
Md
Ex K
Ex K
Fs

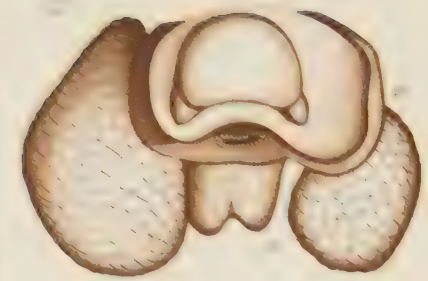

14

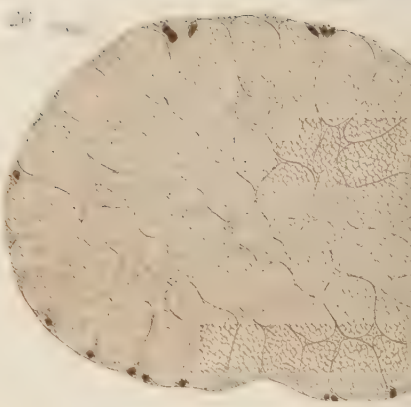

13

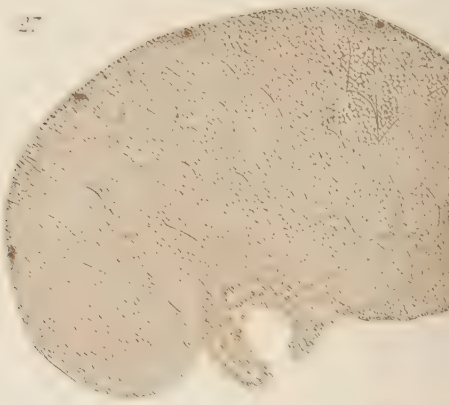

15

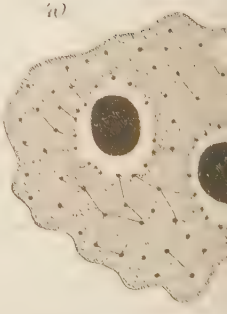


Gedr. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.









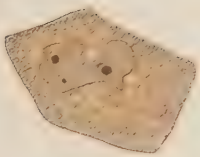
Verlag von

28

29

30

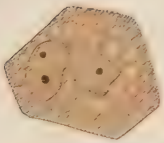
31



32

33

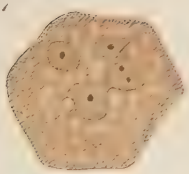
34



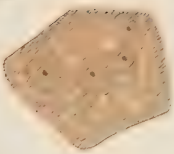
35

36

37

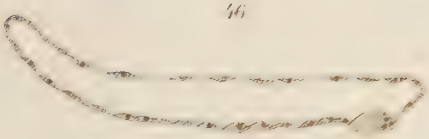


38



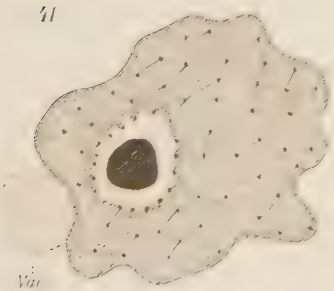
39

46

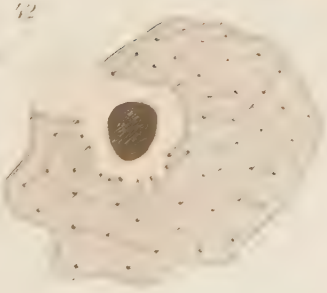


43

41



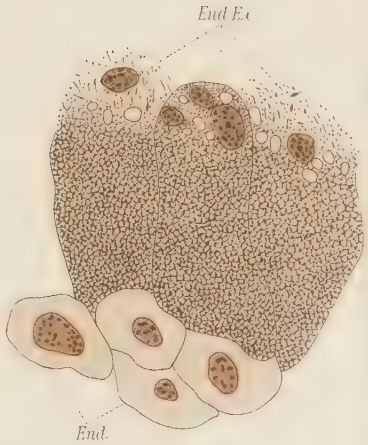
42



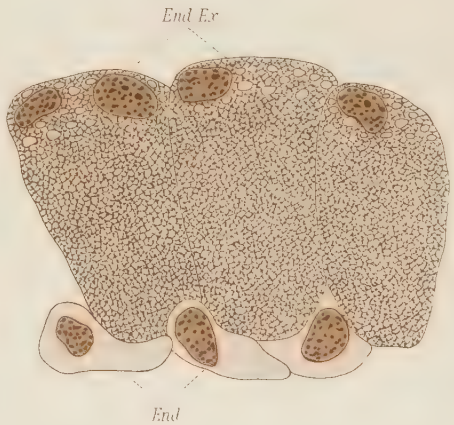
49

52

51



50



P. C. Glaser gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

BIOGRAPHICAL NOTE.

Otto Charles Glaser was born in Wiesbaden, Germany, on October 13th, 1880. His early education was secured in the private and public schools of Baltimore. In 1897 he entered the Johns Hopkins University as an undergraduate student. In June, 1900, he received the degree of Bachelor of Arts. Since October, 1900, he has been a graduate student in the Biological Department of the Johns Hopkins University.